

**Influencia de la herbivoría sobre la interacción coral-alga  
en un arrecife coralino de la bahía Capurganá, Caribe  
colombiano**

**IBIS TARINI LÓPEZ JIMÉNEZ**

UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA  
CORPORACIÓN ACADÉMICA AMBIENTAL  
MAESTRÍA EN CIENCIAS DEL MAR  
SEDE CIENCIAS DEL MAR  
TURBO, ANTIOQUIA  
Junio, 2020





# **Influencia de la herbivoría sobre la interacción coral-alga en un arrecife coralino de la bahía Capurganá, Caribe colombiano**

Trabajo de grado por:  
**IBIS TARINI LÓPEZ JIMÉNEZ**

E-mail: [itlopezj@gmail.com](mailto:itlopezj@gmail.com)

## **Directores:**

Flórez-Leiva L.<sup>1</sup>, Quan-Young L.I.<sup>2</sup>

1 Universidad de Antioquia, Colombia. E-mail: [Lennis.florez@udea.edu.co](mailto:Lennis.florez@udea.edu.co)

2 Universidad CES, Colombia. E-mail: [lquan@ces.edu.co](mailto:lquan@ces.edu.co)

UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA  
CORPORACIÓN ACADÉMICA AMBIENTAL  
MAESTRÍA EN CIENCIAS DEL MAR  
SEDE CIENCIAS DEL MAR TURBO, ANTIOQUIA  
JUNIO, 2020

**Nota de Aceptación**

---

---

---

---

---

---

**Jurado**

---

**Jurado**

Turbo, Antioquia (9 de junio de 2020)


*Necesito del mar porque me enseña:  
no sé si aprendo música o conciencia:  
no sé si es ola sola o ser profundo  
o sólo ronca voz o deslumbrante  
suposición de peces y navios.*

*El hecho es que hasta cuando estoy dormido  
de algún modo magnético círculo  
en la universidad del oleaje.  
No son sólo las conchas trituradas  
como si algún planeta tembloroso  
participara paulatina muerte,  
no, del fragmento reconstruyo el día,  
de una racha de sal la estalactita  
y de una cucharada el dios inmenso.*

*Lo que antes me enseñó lo guardo! Es aire,  
incesante viento, agua y arena.*

*Parece poco para el hombre joven  
que aquí llegó a vivir con sus incendios,  
y sin embargo el pulso que subía  
y bajaba a su abismo,  
el frío del azul que crepitaba,  
el desmoronamiento de la estrella,  
el tierno desplegarse de la ola  
despilfarrando nieve con la espuma,  
el poder quieto, allí, determinado  
como un trono de piedra en lo profundo,  
substituyó el recinto en que crecían  
tristeza terca, amontonando olvido,  
y cambió bruscamente mi existencia:  
di mi adhesión al puro movimiento.*

- Pablo Neruda

*A Dios  
A mis papás  
A mi esposo   
A mis hermanos y sobrinos*

# CONTENIDO

	Pág.
LISTADO DE FIGURAS	
LISTADO DE TABLAS	
LISTADO DE ECUACIONES	
RESUMEN	
ABSTRACT	
INTRODUCCIÓN.....	3
2. HIPÓTESIS.....	7
3. OBJETIVOS.....	10
<b>3.1. OBJETIVO GENERAL</b> .....	10
<b>3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS</b> .....	10
4. MARCO TEÓRICO.....	11
<b>4.1. ARRECIFES CORALINOS E IMPORTANCIA</b> .....	12
<b>4.2. HERBIVORÍA Y SU PAPEL EN LOS ARRECIFES</b> .....	13
<b>4.3. INTERACCIÓN CORAL-ALGA Y CAMBIOS DE FASE</b> .....	15
<b>4.4. CLASIFICACIÓN DE LAS MACROALGAS POR GRUPO MORFOFUNCIONAL</b> 17	
<b>4.4.1. Algas filamentosas de Tapete (Céspedes algales)</b> .....	18
<b>4.4.2. Algas Carnosas</b> .....	19
<b>4.4.3. Algas Coralinas</b> .....	19
<b>4.5. CLASIFICACIÓN DE PECES HERVÍBOROS ARRECIFALES</b> .....	20
<b>4.6. CORALES <i>Siderastrea</i> spp.</b> .....	21
<b>4.7. ANTECEDENTES</b> .....	22
5. METODOLOGÍA.....	26
<b>5.1. ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	26
<b>5.2. DISEÑO EXPERIMENTAL</b> .....	28
<b>5.3. FASE DE LABORATORIO</b> .....	31
<b>5.4. ANÁLISIS DE DATOS</b> .....	32
6. RESULTADOS.....	34
7. DISCUSIÓN.....	43
8. CONCLUSIONES.....	49
9. RECOMENDACIONES.....	51
10. AGRADECIMIENTOS.....	53
BIBLIOGRAFÍA.....	54

## LISTADO DE FIGURAS

	<b>Pág.</b>
<b>Figura 1.</b> Localización del área de estudio.....	26
<b>Figura 2.</b> Esquema del diseño experimental para determinar el efecto de herbivoría sobre la competencia coral-alga.....	29
<b>Figura 3.</b> Variación en el crecimiento de los individuos coralinos con exclusión y no exclusión de herbívoros a lo largo del experimento en la época húmeda y la época seca...	35
<b>Figura 4.</b> Total de especies de algas arrecifales registradas por grupo morfofuncional y por tratamiento en el experimento.....	40
<b>Figura 5.</b> Peces registrados en el experimento.....	42

## LISTADO DE TABLAS

	<b>Pág.</b>
<b>Tabla 1.</b> Tipos de interacción entre esponjas-corales y utilizadas con éxito para relaciones coral-algas .....	17
<b>Tabla 2.</b> Esquema del diseño metodológico para determinar el efecto de herbivoría sobre la competencia coral-alga.....	31
<b>Tabla 3.</b> Resultado de la ANOVA multifactoria para probar la existencia de diferencias en la avariación del crecimiento de los individuos coralinos respecto a la competencia, la herbivoría y las épocas climáticas.....	34
<b>Tabla 4.</b> Resultados de la prueba DMS de Fisher (Diferencia Mínima Significativa) para la variación del área de los juveniles .....	36
<b>Tabla 5.</b> Listado de especies de algas arrecifales registradas por tratamiento en el experimento.....	38
<b>Tabla 6.</b> Listado de especies de peces identificados mediante censo visual en todo el experimento.....	41

## LISTADO DE ECUACIONES

	<b>Pág.</b>
<b>Ecuación 1.</b> Modelo Estadístico empleado para el diseño de experimentos .....	32



## RESUMEN

Los arrecifes coralinos están entre los ecosistemas más importantes y valiosos del planeta. Sin embargo, en las últimas décadas han sufrido procesos de degradación, reduciendo su cobertura coralina y complejidad topográfica. La competencia alga-coral es un proceso ecológico importante en la dinámica de los arrecifes coralinos y estudiarla puede permitir entender la resiliencia en estos sistemas. Para evaluar el rol de la herbivoría, se realizó un experimento de exclusión vs. no exclusión en 48 individuos de *Siderastrea siderea* bajo ocho diferentes escenarios de interacción entre el coral y sus algas circundantes (tratamientos), la mitad de los corales juveniles se cubrieron con cajas metálicas de 2400 cm<sup>2</sup> fijas al bentos. Los tratamientos consistieron en: T1 = No manipulación (control), T2 = Remoción de algas, T3 = Daño coralino, T4 = Juveniles en contacto con algas artificiales (mimic), T5 = T2 + T3, T6 = T2 + T4, T7 = T3 + T4 y T8 = T2 + T3 + T4. Este experimento fue realizado en Capurganá, Caribe colombiano (Hope Spot- Punto de Esperanza), entre los meses de julio de 2018 y abril de 2019. La herbivoría presentó diferencias significativas (ANOVA multifactorial,  $F = 7.891$ ,  $P = 0.006$ ), el crecimiento coralino fue mayor cuando las algas fueron removidas en presencia de herbívoros (Diferencia Mínima Significativa - DMS de Fisher,  $\text{mean} \pm \text{SE } 9.871 \pm 8.298$ ) y la aparición de algas fue mayor dentro de las jaulas que fuera de ellas, mientras que el tratamiento de competencia no presentó interferencia en el crecimiento ( $P = 0.155$ ). Se encontró 75 morfoespecies de algas, hubo mayor número de algas en los tratamientos que en el control; siendo las algas filamentosas (54,7%) las más abundantes seguido de las carnosas (33,3%) y, por ultimo las algas coralinas (12%). Los juveniles fueron colonizados por algas cuando su tejido fue dañado y la herbivoría fue excluida ( $\text{mean} \pm \text{SE } 9.359 \pm 3.901$ ). Hubo diferencias en el crecimiento coralino entre épocas (época seca: Media  $0.0029 \pm \text{SD } 0.0243$  cm<sup>2</sup>/día y época húmeda: Media  $0.0022 \pm \text{SD } 0.0161$  cm<sup>2</sup>/día). La cobertura coralina depende de la presencia de herbívoros que regulan el crecimiento, reproducción y supervivencia de las algas; actualmente éste proceso está siendo interrumpido como consecuencia de la sobrepesca en los ecosistemas arrecifales. Estos procesos son decisivos en estos ecosistemas, particularmente en zonas donde éste es relevante desde el punto de vista ecológico, social, cultural y económico, lo cual hace a estos estudios relevantes para la correcta implementación de manejo integrado en zonas arrecifales ayudando a la recuperación, protección y conservación del arrecife promoviendo la disminución de la pesca de herbívoros.

**PALABRAS CLAVES:** Cambio de fase, Competencia, Grupos funcionales, Macroalgas, Capurganá, Caribe, Colombia.

## ABSTRACT

Coral reefs are among the most important and valuable ecosystems of the world. However, in recent decades they have been under siege by degradation processes reducing their coral cover and topographic complexity. The coral-algae competition is an important ecological process in the dynamics of coral reefs thus studying is pivotal for understanding the resilience in these systems. To evaluate the role of herbivory, an *exclusion - not exclusion experiment* conducted on 48 *Siderastrea siderea* under eight different scenarios of interaction between the coral and its surrounding algae (treatments), half of the juvenile corals were covered with metal boxes of 2400 cm<sup>2</sup> fixed to the benthos. Treatments consisted of: T1 = No manipulation (control), T2 = removal of algae, T3 = coral damage, T4 = Juvenile in direct contact with artificial algae (mimic), T5 = T2 + T3, T6 = T2 + T4, T7 = T3 + T4 y T8 = T2 + T3 + T4. This experiment was carried out in Capurganá, Caribbean Colombian in a marine conservation area (Hope Spot) between July 2018 and April 2019. The herbivory presented significant differences (Multifactorial ANOVA,  $F = 7.891$ ,  $P = 0.006$ ); and it was found that the coral growth was higher when the algae were removed in the presence of herbivores (LSD of Fisher; mean  $\pm$  SE  $9.871 \pm 8.298$ ) and the appearance of algae was greater inside the cages than outside them, while the competitive treatment did not show growth interference ( $P = 0.155$ ). Algae colonized juveniles when their tissue was damaged and herbivory was excluded (mean  $\pm$  SE  $9.359 \pm 3.901$ ). There were differences in coral growth between seasons, being higher in the dry season (Average  $0.0029 \pm$  SD  $0.0243$  cm<sup>2</sup>/day) than in the wet season (Average  $0.0022 \pm$  SD  $0.0161$  cm<sup>2</sup>/day). 75 algae morphospecies were identified, there were more algae in the treatments than in the control; the filamentous turf algae were the most abundant (56,7%), followed by the fleshy (33,3%) and, finally, the coralline algae (12%). The coral cover depended on the presence of herbivores that regulate the growth, reproduction, and survival of algae; currently, this process is being interrupted as a result of overfishing in reef ecosystems. However, some algae may be beneficial for coral juveniles when their abundance is large enough to protect them from predation by fish and small enough to not reduce their growth significantly. These processes are decisive in these ecosystems, particularly in areas where this is relevant from an ecological, social, cultural and economic point of view, which makes these studies relevant for the correct implementation of integrated management in reef areas, helping recovery, protection, and conservation of the reef, promoting the reduction of herbivore fishing.

**Key words:** Phase shifts, Competition, Macroalgae, Functional groups, Capurganá, Caribbean, Colombia.

## INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son ecosistemas construídos por organismos marinos que depositan carbonato de calcio, están entre los ambientes más biodiversos del planeta a pesar de ocupar cerca del 1% de la superficie marina (Birkeland, 1997; Calderón-Aguilera et al., 2007; Gurney et al., 2013). Éstos ecosistemas también presentan altas de producción primaria además de un gran valor estético y comercial, con impacto notable en las pesquerías y el turismo (Odum y Odum, 1955; Dustan, 1999; Rocha et al., 2005); brindan servicios ecosistémicos valorados entre 5,5 y 9,6 mil millones de dólares por año (Odum, 1959; EPA, 2012) con una huella notable en las pesquerías y el turismo (Rendis et al., 2015; Hughes et al., 2017). Los arrecifes coralinos han sido impactados durante las últimas décadas por múltiples factores como la sobrepesca, eutrofización, enfermedades emergentes en herbívoros y corales, el aumento de temperatura, deterioro de la calidad del agua, sedimentación, incremento de huracanes, ciclones y eventos de blanqueamiento, colonización de algas sobre corales muertos, turismo, acidificación de los océanos, entre otros, (Hoegh-Guldberg, 1999; McCook, 1999; Hughes et al., 2003; Wilkinson, 2004; Hughes et al., 2007; Díaz-Pulido et al., 2009, 2010, 2011) Estos factores han generado un reemplazo en la cobertura de organismos arrecifales por algas (Hughes, 1989, 1994; McCook et al., 2001; Hughes et al., 2003, 2004; Maliao et al., 2008; Vermeij et al., 2010), lo cual afecta la tasa de crecimiento coralina y reduce la biodiversidad marina (Venera-Pontón, 2011; Cetz-Navarro et al., 2015).

Los herbívoros consumen más del 90% de la producción diaria de algas que compiten con los corales por el espacio resultante después de una perturbación en los arrecifes de coral, así, la presencia abundante de coral depende de altos niveles de herbivoría (Lirman, 2001; McCook et al., 2001; Díaz-Pulido y McCook, 2003; Burkepile y Hay, 2006; Mumby et al., 2006), jugando un papel crucial en la capacidad de los arrecifes para absorber las perturbaciones mientras mantienen su resiliencia (Jompa y McCook, 2002; Burkepile y Hay, 2008; Cheal et al., 2010). De otro lado, la presencia y distribución de los herbívoros en los hábitats arrecifales depende de complejas interacciones entre distribución y número de

refugios, abundancia de depredadores, densidad de competidores por territorio, y la estrategia que cada familia de herbívoros ha desarrollado (Lewis, 1986; Gutiérrez, 1998; Galván, 2008; Jackson et al., 2014). Así, los patrones de herbivoría generan heterogeneidad espacial mediante la regulación de las tasas de producción primaria, alteración del ciclo de nutrientes, modificación de composición de la comunidad de las algas, la alteración en la diversidad, la variación en la biomasa y la perturbación física de los hábitats (Milchunas, 1993; Hulme, 1996; Turner, 1996; Augustine, 2001; Torres, 2002; Vásquez, 2018). No obstante, el impacto de los herbívoros no es uniforme en todos los hábitats arrecifales pues cada uno de ellos presenta diferentes intensidades de herbivoría (Fox y Bellwood, 2007).

Algunas investigaciones sugieren que la sobrepesca local de herbívoros arrecifales limita la capacidad de los corales para resistir o recuperarse ante perturbaciones globales (Hughes et al., 2003; 2007; 2010; Mumby y Steneck, 2008; Jackson et al., 2014; Kuempel y Altieri, 2017; Schmitt et al., 2019), ya que la pérdida de herbívoros en estos arrecifes perturbados comúnmente es seguida por la proliferación de macroalgas lo cual evita la recuperación coralina (Folke et al., 2004; Hughes et al., 2010; Edwards et al., 2014). La reaparición de herbívoros ayuda a disminuir la presencia de algas dominantes en el ecosistema coralino (Mumby et al., 2007; Mumby y Steneck, 2008; Hughes et al., 2010; Hoey y Bellwood, 2011). Sin embargo, la importancia de los procesos que median la proliferación de macroalgas y el desplazamiento de fase de los arrecifes para lograr la recuperación de los corales aún son debatidos (Lapointe et al., 1997; 2004; Burkepile y Hay, 2006; Smith et al., 2010). En los Cayos de Florida se ha determinado que la diversificación de la dieta de los herbívoros no solo impacta la estructura de las comunidades de macroalgas sino que también aumenta la supervivencia y crecimiento de los corales, así la herbivoría de *Acanthurus bahianus* y *Scarus taeniopterus* mantiene cortas (en longitud del talo) las macroalgas frondosas dominantes y favorece la dominancia de algas filamentosas (turfs/céspedes) y costrosas calcáreas o coralinas (ACC), mientras que las algas en el componente vertical que pueden ser perjudiciales para los corales son eliminadas por *Sparisoma aurofrenatum* (Burkepile y Hay, 2010).

Un proceso importante que modula los arrecifes coralinos es la competencia alga-coral, la cual juega un rol clave en los procesos de degradación arrecifal (Venera-Pontón,

2008; Díaz-Pulido et al., 2011; Doropoulos y Díaz-Pulido, 2013, Jackson et al., 2014). En las pasadas dos décadas debido al incremento de nutrientes y a la reducción de herbívoros causada por la sobrepesca, los arrecifes coralinos del Caribe han sido más vulnerables a ser dominados por macroalgas (Jackson et al., 2001; Smith et al., 2001; Thacker et al., 2001; Contreras y Ortegón-Aznar, 2012). En un sistema arrecifal la competencia por el sustrato duro es intensa (Birkeland, 1997; Mejía-Niño y Garzón-Ferreira, 2003) y por ello, los organismos sésiles suelen exhibir diversos mecanismos para colonizarlo, ocuparlo y mantenerlo (Márquez y Díaz, 2005; Zea et al., 2007). Algunos crecen muy rápido verticalmente para sombrear a sus vecinos u horizontalmente para recubrirlos y ahogarlos; algunas especies de coral tienen filamentos mesentéricos y tentáculos barredores con los cuales atacan a sus vecinos para defenderse y mantener libres sus límites (Lang y Chornesky, 1990; Rosell y Uriz, 1992, Zea et al., 2007); otros organismos emplean sustancias alelopáticas que matan el tejido vivo de sus vecinos (Thacker et al., 1998; Mejía-Niño y Garzón-Ferreira, 2003; Paul y Puglisi, 2004). Particularmente, algunas algas utilizan las altas concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico y un océano más ácido como mecanismo químico competitivo, mejorando su capacidad de colonizar los arrecifes de coral los cuales bajo estas condiciones son cada vez más susceptibles a la mortalidad (Díaz-Pulido et al., 2011). Normalmente después de los eventos de mortalidad coralina parcial y pérdida generalizada de herbívoros se generan cambios de fase que incrementa el sustrato disponible para el asentamiento algal, estos sustratos pueden ser recuperados por los corales si las algas establecidas no alcanzan una etapa sucesional avanzada (algas frondosas de gran tamaño con estructuras reproductivas) pero cuando la perturbación es muy severa y las algas alcanzan una sucesión estable, la recuperación de la cobertura coralina puede ser muy difícil (McCook et al., 2001; Díaz-Pulido y McCook, 2002).

Experimentos de campo a mediano plazo con algas de importancia en el Caribe (*Lobophora variegata*, *Dictyota pulchella*, *Halimeda opuntia* y algas filamentosas de tapete) con y sin de herbívoros, registraron que la presencia de herbívoros produce variación en la abundancia de *Dictyota* según la estación mientras que la abundancia de *L. variegata*, algas filamentosas y *H. opuntia* no varió; cuando la herbivoría estuvo ausente, la abundancia de *L. variegata* y *H. opuntia* varió con la estación, mientras que la cobertura de algas filamentosas

fue controlada por herbivoría (Ferrari et al., 2012). En el Caribe colombiano el proceso de liberación de espacio como consecuencia de la muerte de los corales ha facilitado la proliferación generalizada de las algas (Garzón-Ferreira, 1998; Vénera-Pontón et al., 2011; Arroyave et al., 2014). Se ha demostrado que los incrementos en la sedimentación, turbidez y contenido de nutrientes disueltos tienen un efecto negativo sobre la sobrevivencia y desarrollo de los corales, mientras que el aumento de estos favorece la proliferación de algas (Garzón-Ferreira y Díaz, 2003; Florez-Leiva et al., 2010).

Trabajos experimentales, sobre interacciones entre algas, corales y herbivoría se han enfocado en la interacción natural entre peces herbívoros y algas (Espinoza y Rodríguez, 1986; Rogers, 1990; Stafford-Smith, 1992; 1993; Acosta-González et al., 2013). Estos trabajos incluyen estudios que hacen énfasis en la caracterización e identificación de las especies de algas presentes en el ecosistema arrecifal (Cetz-Navarro et al., 2008; 2015), otros sobre el cambio de fase coral-alga ocasionado por el crecimiento de algas epibiontes sobre corales pétreos (Contreras y Ortegón-Aznar, 2012) y la valoración de las interacciones entre corales y macroalgas determinando que en el caso de los corales estas dependen de los mecanismos de competencia, de la eficacia y momento de acción de éstos; mientras que, en las macroalgas, dependen del tipo y estrategia de crecimiento y de la susceptibilidad a los herbívoros (Márquez y Díaz, 2005).

De acuerdo a lo anterior y debido a que estos arrecifes son fuente vital para la economía de la población costera, se plantea la presente investigación (empleando una combinación de enfoques descriptivos y experimentales) en la cual se propuso determinar ¿Cuál es la influencia de la herbivoría sobre la interacción coral-alga en una zona arrecifal coralina en la bahía Capurganá, Caribe colombiano?

## 2. HIPÓTESIS

La construcción de la hipótesis de investigación se realizó a partir del Método Hipotético Deductivo basada en los artículos de Farji-Brener (2003, 2004, 2007) y Marone y Galeto (2011). Estos autores plantean que para la construcción de la hipótesis de investigación se deben evaluar previamente las consecuencias para darle veracidad a las ideas a partir de una observación que explicará el fenómeno, y que posteriormente será sometida a prueba en un experimento. Siguiendo este modelo se plantea la siguiente hipótesis:

**La herbivoría condicionará el crecimiento del coral de forma diferenciada según el estado del mismo y la presencia o ausencia de las algas: a mayor presencia de herbívoros menor será la cobertura de algas y mayor la cobertura de coral.**

Las predicciones que darán respuesta a las hipótesis estadísticas de acuerdo con los siguientes factores: A: Exclusión de herbívoros (Con y Sin Caja) en la cual las cajas corresponden a jaulas diseñadas para aislar la presencia de herbívoros, B: Remoción (Con y Sin), C: Coral Herido (Con herida y Sin herida), finalmente, D: Alga artificial (Con y Sin). Dichas hipótesis estadísticas (que equivalen a las predicciones de la HI cuando se supone que es cierta) serán aplicadas por cada tratamiento resultante en el diseño factorial  $2^4$  con dos niveles en cada factor (Numeral 5.2 “Diseño experimental”). Estas predicciones se aplicarán a la media de la variable respuesta por cada tratamiento que se nombra en letras griegas.

P1: (Factor A), la presencia de cajas hará que exista un crecimiento mayor de las algas alrededor del coral comparado con la ausencia de ellas, que limitará o no el efecto de la competencia.

HO1:  $\alpha_i \neq \alpha_j = 0$  y HA1:  $\alpha_i \neq 0$ , con  $i \neq j$

P2: (Factor B), la remoción de algas alrededor de los juveniles coralinos generará disponibilidad de sustrato para favorecer el crecimiento y aumento en la cobertura coralina de los juveniles comparado con la presencia de estas en dicha interacción.

HO2:  $\beta_i \neq \beta_j = 0$  y HA2:  $\beta_i \neq 0$ , con  $i \neq j$

P3: (Factor C), la generación de heridas (remoción de moco) en los juveniles coralinos ocasionará una ventaja para el crecimiento y desarrollo de las algas comparado con la expansión de la cobertura coralina del juvenil.

HO3:  $\gamma_i \neq \gamma_j = 0$  y HA3:  $\gamma_i \neq 0$ , con  $i \neq j$

P4: (Factor D), la implantación del Mimic (simulación de algas) causará un efecto físico de fricción en el desarrollo y crecimiento de los juveniles coralinos en comparación con la ausencia de estos.

HO4:  $\theta_i \neq \theta_j = 0$  y HA4:  $\theta_i \neq 0$ , con  $i \neq j$

P5: (Interacción AB), la combinación de los niveles de los factores A y B, producirá un efecto diferencial (cambio en la cobertura) del coral.

HO5:  $(\alpha\beta)_{ij} = 0$  y HA5:  $(\alpha\beta)_{ij} \neq 0$ , con  $i \neq j$

P6: (Interacción AC), la combinación de los niveles de los factores A y C, favorecerá el crecimiento de algas alrededor de los corales.

HO6:  $(\alpha\gamma)_{ik} = 0$  y HA6:  $(\alpha\gamma)_{ik} \neq 0$ , con  $i \neq k$

P7: (Interacción AD), la combinación de los factores A y D, favorecerá el crecimiento parcializado (por sectores) de corales al ser perturbados física y mecánicamente por las algas artificiales.

HO7:  $(\alpha\theta)_{il} = 0$  y HA7:  $(\alpha\theta)_{il} \neq 0$ , con  $i \neq j$

P8: (Interacción BC), la interacción de los factores B y C, causará un crecimiento más lento en la cobertura de coral comparados con la ausencia de estas manipulaciones.



HO8:  $(\beta\gamma)_{jk} = 0$  y HA8:  $(\beta\gamma)_{ik} \neq 0$ , con  $j \neq k$

P9: (Interacción BD), la combinación de los factores B y D, generará éstasis en cuanto al crecimiento de los corales.

HO9:  $(\beta\theta)_{j1} = 0$  y HA9:  $(\beta\theta)_{j1} \neq 0$ , con  $j \neq 1$

P10: (Interacción CD), la combinación de los factores C y D, producirá un mayor crecimiento y proliferación de algas alrededor del coral, en comparación a la ausencia de dichos factores en el fenómeno.

HO5:  $(\gamma\theta)_{kl} = 0$  y HA5:  $(\gamma\theta)_{kl} \neq 0$ , con  $k \neq l$

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1. OBJETIVO GENERAL**

Determinar el efecto de la exclusión de herbívoros sobre la competencia coral-alga bajo diferentes escenarios (remoción algal, herida tejido, algas artificiales) en los arrecifes coralinos de la Bahía Capurganá, Caribe colombiano.

#### **3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Cuantificar el efecto de la remoción de algas o la remoción de tejido coralino sobre la competencia coral-alga en términos de avance-estasis-retroceso.
- Estimar el efecto de las heridas de coral sobre la competencia coral-alga en términos de avance-estasis-retroceso
- Determinar si el efecto abrasivo de las algas es un mecanismo de acción en la competencia de las algas sobre los corales juveniles.
- Evaluar si hay cambios (condiciones iniciales vs. condiciones finales) en presencia y/o abundancia de algas por grupo funcional en los tratamientos con remoción bajo los escenarios de exclusión y no exclusión.
- Establecer si hay correlación entre los grupos funcionales de algas y su abundancia en los diferentes tratamientos (exclusión - no exclusión, remoción de algas - no remoción, herida de coral- no herida, alga artificial - no alga artificial).
- Cuantificar el efecto de la exclusión de herbívoros sobre los juveniles coralinos, establecer si existen diferencias entre presencia o no de herbívoros bajo los diferentes escenarios.

## 4. MARCO TEÓRICO

Los procesos ambientales y antropogénicos que impulsan las interacciones competitivas especialmente por el espacio y luz entre corales y algas tienen consecuencias en la dinámica y la resiliencia de las comunidades arrecifales (Done, 1992; Jompa y McCook, 2002; Nugues y Bak, 2008; Cetz-Navarro et al., 2015). Como fue mencionado previamente, estos procesos incluyen: pérdida de herbívoros por sobrepesca y enfermedades (McCook, et al., 2001; Williams et al., 2001; Jompa y McCook, 2002; Hughes et al., 2007; Cheal et al., 2010; Duprey et al., 2016), eutrofización causando mayor crecimiento de algas (Lapointe, 1997), calentamiento global (Burke et al., 2004; Anthony et al., 2011) y mortalidad coralina cuando las macroalgas son más exitosas en la competencia por espacio que los corales (Díaz-Pulido et al., 2009). De tal manera que, luego de un evento masivo de mortalidad coralina la recuperación de la cobertura de corales ocurre a partir del reclutamiento de larvas producidas por los corales sobrevivientes (McCook et al., 2001; Birrell et al., 2008). Por ello, la presencia de juveniles coralinos constituye un mecanismo importante en la recuperación de arrecifes a largo plazo porque enriquece la comunidad coralina y evita su extinción (Hughes y Tanner, 2000; Venera-Pontón et al., 2011).

La región del Caribe colombiano cuenta con 27.247 ha de arrecifes coralinos (IDEAM et al., 2015) de las cuales el 89% se encuentra bajo protección dentro del Subsistema de Áreas Marinas Protegidas (SAMP). Éstos han sido explorados principalmente hasta 30 m profundidad en lugares donde la cobertura de coral vivo ha sido alta durante los últimos 15 años (INVEMAR, 2016) y un ejemplo de ello es el golfo de Urabá, cuyas formaciones coralinas se encuentran restringidas al sector noroccidental del golfo desde bahía Aguacate hasta la frontera entre Colombia y Panamá, además de algunos parches de formaciones coralinas actuales y subfósiles en el sector nororiental a la altura de punta Caribaná en Necoclí, Antioquia (Correa-Rendón et al., 2015). Las áreas con formaciones coralinas presentes en la zona están bordeadas por pavimento calcáreo (fósil y subfósiles) sobre el cual se desarrollan arrecifes franjeantes y algunos parches aislados (Díaz et al., 2004; Parra-Velandia et al., 2017), su crecimiento está limitado por la carga de sólidos suspendidos que

aporta la escorrentía fluvial de las cuencas de los ríos Atrato, León y Turbo (Ricaurte-Villota y Bastidas-Salamanca, 2017) cuya dirección y magnitud son moderadas por cambios interanuales en la hidroclimatología (Zeigler y Athearn, 1971; Chevillot et al., 1993; Osorio et al., 2010).

Las algas son las principales competidoras de los corales en la ocupación de espacio en arrecifes, de tal manera que la liberación de espacio como consecuencia de la mortalidad coralina ha facilitado la proliferación generalizada de las algas en la costa Caribe (Garzón-Ferreira, 1998; Venera-Pontón et al., 2011; Arroyave et al., 2014). Se ha demostrado que el incremento en la sedimentación, turbidez y concentración de nutrientes disueltos en aguas costeras tiene un efecto negativo sobre la sobrevivencia y desarrollo de los corales, mientras que la eutrofización favorece la proliferación de algas (Garzón-Ferreira, 1999; Flórez-Leiva et al., 2010).

#### **4.1. ARRECIFES CORALINOS E IMPORTANCIA**

Los arrecifes coralinos son estructuras de carbonato de calcio que representan uno de los ecosistemas marinos más diversos, se ubican en aguas tropicales y subtropicales de los océanos alrededor del mundo y ocupan cerca del 1% de los ecosistemas marinos (Birkeland, 1997; Gurney et al., 2013). Presentan altas tasas de producción primaria y además de un valor estético y comercial, con impacto notable tanto en las pesquerías como en el turismo (Odum y Odum, 1955; Odum, 1959; Dustan, 1999; Rocha et al., 2005; Hughes et al., 2017). Son un eslabón de suma importancia ecológica pues albergan múltiples formas de vida marina y sirven como agentes reguladores de la dinámica entre el mar abierto, las costas y/o las islas (Rendis et al., 2015). Estos ecosistemas son muy frágiles ante perturbaciones externas como altas concentraciones de sólidos suspendidos, fluctuaciones en la temperatura y contaminación las cuales han provocado una considerable disminución en la salud coralina en las últimas tres décadas (Grigg y Dollar, 1990; Ginsburg, 1994; Birkeland, 1997; Pina-Amargos et al., 2008).

Después de los corales, las algas son el grupo más relevante en las comunidades arrecifales, aunque en algunas localidades la cobertura de algas es mayor que la de los corales

(García-Salgado et al., 2006; Acosta-González et al., 2013, Cárdenas et al., 2015) incrementando el estrés en el desarrollo de estos al promover la competencia entre ellos, siendo los corales los más afectados debido a la disminución de espacio y luz, lo que redundaría en su pérdida de abundancia y cobertura (McCook, 2001; Díaz-Pulido et al., 2011; Bulleri, 2013; Rendis et al., 2015) y como resultado de esto los arrecifes dominados por algas tienen baja abundancia de peces y muy baja biodiversidad lo cual disminuye el atractivo estético del lugar (McCook, 1999; Durán y Claro, 2009; Darling et al., 2017).

#### **4.2. HERBIVORÍA Y SU PAPEL EN LOS ARRECIFES**

La herbivoría se entiende como el consumo de plantas por parte de los animales y ésta es un proceso ecológico clave en los arrecifes a nivel mundial, donde el pastoreo intenso de los herbívoros impide el establecimiento y la acumulación de algas que pueden suprimir el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de los corales. De tal manera que la remoción de peces herbívoros de los arrecifes de coral ha llevado a cambios de estado en muchas regiones, particularmente en el Caribe, donde décadas de sobreexplotación, decoloración de corales inducida por la temperatura y eventos de enfermedades han fomentado el dominio de las algas (Hughes et al., 2010; Edwards et al., 2014).

La presencia y distribución espacial de herbívoros en hábitats arrecifales depende de complejas interacciones entre distribución y número de refugios, abundancia de depredadores, densidad de competidores por territorio y la estrategia que cada familia ha desarrollado (Lewis, 1986; Gutierrez, 1998; Galván, 2008). Los peces herbívoros que dominan los arrecifes de coral incluyen los forrajeros (peces loros y cirujanos; Scaridae y Acanthuridae), los territoriales (principalmente damiselas, Pomacentridae) y los errantes (principalmente chopas, Kyphosidae) (Bellwood, 2003; Ceccarelli et al., 2005). Los efectos de estos grupos varían en el espacio y tiempo dependiendo de su abundancia relativa y la estabilidad de sus interacciones (Ceccarelli et al., 2011).

Mientras que los factores que determinan los patrones espaciales de los herbívoros terrestres están bien establecidos, se sabe comparativamente menos acerca de las influencias sobre la distribución de herbívoros en los arrecifes de coral (Burkepile y Hay, 2008; Vergés

et al., 2011; Humphries et al., 2014; Ramos et al., 2014; Adam et al., 2015), sin embargo, los patrones de herbivoría generan heterogeneidad espacial mediante la regulación de la tasa de producción primaria, la modificación del ciclo de nutrientes y de la composición de la comunidad de las algas, la alteración en la diversidad, la variación en la biomasa y la perturbación física de hábitats (Milchunas, 1993; Hulme, 1996; Turner, 1996; Augustine, 2001; Torres, 2002; Nemeth y Appeldoorn, 2009; Vásquez, 2018).

El impacto de la herbivoría en los sistemas arrecifales varía considerablemente y depende en gran medida de las diferentes interacciones entre herbívoros y algas, influyendo en los ensamblajes de algas de diferentes formas: i) causa perturbaciones físicas en la remoción de algas, produciendo espacios abiertos que son aprovechados para el asentamiento de corales jóvenes; ii) incrementa el nivel de los nutrientes producto de las excreciones; iii) modifica las tasas de fijación de nitrógeno; iv) altera la estructura de la comunidad debido a la remoción selectiva de macroalgas; v) transforma los modelos de sucesión favoreciendo el crecimiento de diversos grupos de algas bajo regímenes de perturbación y vi) cambia la productividad primaria neta y la biomasa (Hay, 1991; Smith et al., 2001; Thacker et al., 2001; Edwards et al., 2014).

El consumo de la producción diaria de algas por herbivoría en los arrecifes de coral supera el 90%, de tal manera que la abundante presencia de coral depende de altos niveles de herbivoría (Hatcher y Larkum, 1983; Lewis, 1986; Carpenter, 1986; Augustine, 2001; Burkepile y Hay, 2006; Hughes et al., 2007, Adam et al., 2015). De hecho, el consumo de macroalgas por peces herbívoros después de una perturbación (McClanahan et al., 2001; McCook et al., 2001; Díaz-Pulido y McCook, 2003; Mumby et al., 2006) es crucial para la resiliencia y mantenimiento de la función de los arrecifes (Jompa y McCook, 2002; Burkepile y Hay, 2008; Cheal et al., 2010). Sin embargo, el impacto de los herbívoros no es uniforme a través de todos los hábitats, por lo que los arrecifes de coral se pueden considerar como mosaicos de comunidades dominadas por macroalgas con diferentes intensidades de herbivoría (Fox y Bellwood, 2007; Rincón-Díaz, 2014).

### 4.3. INTERACCIÓN CORAL-ALGA Y CAMBIOS DE FASE

La herbivoría es el factor ponderante en el control de la abundancia algal arrecifal, mientras la eutrofización cobra importancia cuando la herbivoría es baja (Jompa y McCook, 2002; Díaz-Pulido y McCook, 2003). La biomasa algal extra, producto del suministro adicional de nutrientes es rápidamente consumida cuando la abundancia de herbívoros es alta (Díaz-Pulido y McCook, 2003; Quan-Young y Espinoza-Avalos, 2006; Arias-González et al., 2017). No obstante, la mortalidad y debilidad coralina son factores de mucho más peso que la herbivoría y la eutrofización en los cambios de fase ya que son factores que incrementan el área disponible para la colonización algal (McCook et al., 2001). El resultado de esto es que la cobertura coralina disminuye con su mortalidad mientras el área disponible para la colonización de las algas incrementa (Birrell et al., 2008). La tasa de colonización de sustratos desocupados por parte de las algas depende del nivel de herbivoría y nutrientes en el arrecife. Además, la debilidad coralina producida por pérdida de sus fuentes energéticas (blanqueamiento, sedimentación) disminuye la capacidad competitiva de los corales frente a las algas, aumentando su vulnerabilidad a ser sobrecrecidos por estas a un ritmo que es dependiente de los niveles de herbivoría y nutrientes en el arrecife (McCook et al., 2001; Díaz-Pulido y McCook, 2004; Birrell et al., 2008).

Normalmente después de los eventos de mortalidad coralina parcial y pérdida generalizada de herbívoros se generan cambios de fase que incrementa el sustrato disponible para el asentamiento algal, estos sustratos pueden ser recuperados por los corales si las algas establecidas no alcanzan una etapa sucesional avanzada (e.g. algas frondosas de gran tamaño con estructuras reproductivas) pero cuando la perturbación es muy severa y las algas alcanzan una sucesión estable, la recuperación de la cobertura coralina puede ser muy difícil (McCook et al., 2001; Díaz-Pulido y McCook, 2002).

La competencia coral-alga juega un rol clave en los procesos de degradación arrecifal (Venera et al., 2008). En las pasadas dos décadas, debido al incremento de nutrientes y a la reducción de herbívoros causada por la sobrepesca, los arrecifes coralinos del Caribe han pasado de ser dominados por corales a ser dominados por macroalgas (Smith et al., 2001; Thacker et al., 2001; Adam et al. 2015; Contreras y Ortegón-Aznar, 2012). En los sistemas

arrecifales la competencia por el sustrato duro es intensa (Birkeland, 1997) y por ello, los organismos sésiles suelen exhibir mecanismos para colonizarlo, ocuparlo y mantenerlo (Márquez y Díaz, 2005; Zea et al., 2007). Algunos crecen muy rápido verticalmente para sombrear a sus vecinos u horizontalmente para recubrirlos y ahogarlos, algunas especies de coral tienen filamentos mesentéricos y tentáculos barredores con los cuales atacan a sus vecinos para defenderse y mantener libres sus límites (Lang y Chornesky, 1990; Rosell y Uriz, 1992; Zea et al., 2007), otros organismos emplean sustancias alelopáticas que matan el tejido vivo sus vecinos (Thacker et al., 1998; Paul y Puglisi, 2004; Del Monaco et al., 2017) cuyo rango de acción y el mecanismo de dispersión de estas sustancias dependen de su composición, algunas de estas sustancias son solubles y pueden desplazarse fácilmente en el agua a grandes distancias de la fuente (Woodin, 1993; Zea et al., 1994; Slattery et al., 1997), otras son insolubles y se difunden a través de mucus o exudados (Pawlik, 1993; Miyamoto et al., 1994). La mayor parte de estas sustancias se encuentran sobre la superficie de los organismos lo que facilita su actuación por contacto directo contra los competidores potenciales (Zea et al., 2007).

Algunas algas utilizan las altas concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico y un océano más ácido como mecanismo químico competitivo, mejorando su capacidad de colonizar los arrecifes de coral debido a que bajo estas condiciones los corales son cada vez más susceptibles a la mortalidad (Díaz-Pulido et al., 2011), otras crecen cerca a los corales afectandolos en diversas maneras: los talos algales forman un parasol que reduce la luz que llega al coral produciendo un efecto sombra, la porción basal de las macroalgas pueden matar directamente a los corales invadiendo el tejido vivo, el movimiento del agua genera que el talo de las algas barra la superficie del coral (abrasión) y cuando la deposición de sedimentos se aumenta, las algas suelen secretar sustancias alelopáticas modificando el régimen de la corriente que circula alrededor del coral de tal forma que se ve alterada la cantidad de alimento que éste puede capturar y así disminuyendo la tasa de crecimiento de las colonias coralinas (Tanner, 1995; River y Edmunds, 2001; McCook et al., 2001; Ramos-Romero, 2019).

Los tipos de interacciones que se han descrito para designar las relaciones corales y algas se muestran en la siguiente tabla.



**Tabla 1.** Tipos de interacciones propuestas para relaciones coral-algas. Tomado de: Aerts (1998, 1999)

<b>TIPO DE INTERACCIÓN</b>	<b>CARACTERÍSTICAS</b>
Cubrimiento	Invasión o crecimiento algal mayor de 5mm sobre el tejido del coral.
Contacto Directo	Establecimiento del alga a la periferia o margen del tejido vivo del coral, la distancia coral – alga es de 0 mm.
Contacto Indirecto	Crecimiento algal cerca del margen del área viva del coral, la distancia coral – alga es menor a 30 mm.
No Contacto	Crecimiento algal entre los 30 y 60 mm de distancia del margen del área viva del coral.

#### **4.4. CLASIFICACIÓN DE LAS MACROALGAS POR GRUPO MORFOFUNCIONAL**

Los grupos funcionales de macroalgas son un conjunto de especies de algas con un papel ecológico similar, además de que su morfología está frecuentemente relacionada con diversos rasgos funcionales, que incluyen productividad, tasa de crecimiento, longevidad, resistencia al estrés físico, respiración, habilidad competitiva y susceptibilidad a herbívoros (Littler, 1980; Littler y Littler, 1980; Littler y Arnold, 1982). También difieren en varias características ecológicas y responden diferencialmente a disturbios tales como herbivoría, desecación y oleaje (Hay, 1994; Steneck y Dethier, 1994). Estas divisiones se han utilizado para entender y descubrir cuáles son los factores, cambios y patrones que intervienen en las alteraciones y cambios de la dinámica de las comunidades algales en los arrecifes coralinos, de tal manera que se obvие el tener que realizar un análisis exhaustivo de todas las especies presentes en el ecosistema, y de esta manera, hacer inferencias sobre el estado de salud y conservación del arrecife (Bradbury et al., 1986; Membrillo-Venegas, 1999).

Esta clasificación ha sido empleada para el estudio de las adaptaciones morfofisiológicas de algunas especies de algas en respuesta a una gran presión en el pastoreo (Steneck y Dethier, 1994). Asimismo, estas clasificaciones han sido objeto de estudio en el Caribe y en el mundo como índices de cubrimiento y biomasa en grupos morfofuncionales para determinar las variaciones espacio-temporales de la estructura de algas por asociaciones,

sin tener que hacer un análisis en cada especie (Carpenter, 1986; Airoidi, 2001; McCook, 2001; McClanahan et al., 2001; Williams y Polunin, 2001; Szmant, 2002). Finalmente, el estudio respecto a la abundancia relativa de estos grupos morfofuncionales permite integrar la respuesta a la disponibilidad de nutrientes, presión por herbívoros, luz, flujo de agua y otras características físico-químicas y biológicas del ambiente (Hay, 1994; Steneck y Dethier, 1994).

#### **4.4.1. Algas filamentosas de Tapete (Céspedes algales)**

Son organismos que poseen talos formados por una o pocas series de células (Valdivia, 2004). Fueron definidas como grupo morfofuncional por Steneck y Dethier (1994), éstas son asociaciones complejas con no más de 2 cm de altura de dosel, contribuyen significativamente al cubrimiento general vegetal en los arrecifes coralinos (Williams y Carpenter, 1997; Airoidi, 2001; McClanahan et al., 2001; McCook, 2001). También pueden ser identificadas como parches o tapetes conspicuos, que pueden formar desde películas delgadas sobre superficies inertes hasta nubes recubriendo corales, octocorales, pastos marinos u otras algas. Están asociadas a factores tales como: altos niveles de nutrientes en el agua, bajas tasas de circulación, alta irradiación solar y bajas tasas de herbivoría (Real-Reef, 2015), además de servir como trampas naturales de sedimentos, de tal forma que sus filamentos ayudan a retener partículas que son arrastradas hacia el ecosistema (Airoidi et al., 1996; Airoidi, 1998; Airoidi y Virgilio, 1998; Purcell y Bellwood, 2001; Levinton, 2009). Estas algas son altamente colonizadoras, con altas tasas de reproducción y gran dominancia en el ecosistema arrecifal a lo largo de gradientes de potencial de productividad (Steneck y Dethier, 1994).

Éste grupo de algas está compuesto algas filamentosas, foliáceas, ramificadas carnosas y articuladas calcáreas (Littler y Littler, 1980; Airoidi, 2000). Las cuales están compuestas mayoritariamente por tres grupos: algas filamentosas, algas articuladas calcáreas y algas corticadas cilíndricas (Steneck y Dethier, 1994) las cuales son consideradas los colonizadores primarios cuando aumenta la disponibilidad de sustrato.

#### **4.4.2. Algas Carnosas**

Este grupo de algas presenta una gran cantidad de grupos heterogéneos. El rasgo esencial que las identifica es la mayor complejidad de sus talos y estructuras reproductoras más desarrolladas (Valdivia-Acosta, 2004). Éste grupo presenta múltiples capas de médula y corteza, tendiendo a ser gruesas y cartilaginosas (Des Abbayes, 1989), lo que les da la suficiente firmeza como para ser relativamente grandes y presentar mayor diferenciación morfológica en estipe, talo y filoides, pero con más grados de complejidad en su desarrollo y particularidades para su respectivo estudio (García-Hernández, 2014). Las zonas dominadas por estas algas son aquellas que tienen un gran potencial de productividad y soportan altas perturbaciones (Edding et al., 2006), además que estas aumentan cuando el herbivorismo es bajo sin que necesariamente exista un cambio en la entrada de nutrientes al ecosistema (Steneck y Dethier, 1994). Cuando estas son demasiado abundantes, pueden competir con los corales por espacio en el arrecife (interfiriendo con el reclutamiento coralino) y reducir la sobrevivencia. Sin embargo, con bajas abundancias, estas macroalgas son parte de una comunidad de arrecife sano, sirven como suministro de alimento para una variedad de herbívoros (Littler y Littler, 1984). Finalmente, la abundancia algas carnosas, sirve para medir la intensidad de herbivoría y la disponibilidad de nutrientes (Steneck y Dethier, 1994).

#### **4.4.3. Algas Coralinas**

Este grupo funcional es de gran importancia para los ecosistemas de arrecifes de coral, se encuentran en todos los ambientes arrecifales del mundo, se caracterizan por la formación de una costra calcificada de grosor variable sobre substratos desnudos (coral muerto, cascajo de coral, pavimento calcáreo, entre otros) y por un talo duro que contiene depósitos calcáreos contenidos dentro de las paredes celulares; presentan tonalidades desde el rojo/morado hasta el rosa pálido. Su porcentaje de cobertura puede ser un proxy de existencia de herbivoría y de los niveles de nutrientes en el agua. Muchas especies forman substratos propicios para el asentamiento larvario de corales duros (Littler, 1980; Doropoulos y Díaz-Pulido, 2013; Real-

reef, 2015). Este grupo se caracteriza por ser altamente productivo, pero posee alto grado de sensibilidad ante los disturbios que se presentan a diario en el ambiente (Kendrick, 1991; Steneck et al., 1997; Airoidi, 2000). También, estas comunidades de algas pueden ser transformadas a comunidades de macroalgas de tapete, debido a los cambios en el potencial de perturbación física inducida por un aumento de la erosión en la costa (Kendrick, 1991). Por lo tanto, dominan en condiciones con altos potenciales de perturbación y baja productividad, como en grandes profundidades o en ambientes crípticos (Sears y Cooper, 1978; Steneck, 1986; Vadas y Steneck, 1988; León-Alvarez y González-González, 1993).

#### **4.5. CLASIFICACIÓN DE PECES HERVÍBOROS ARRECIFALES**

Los peces herbívoros desarrollan una gran variedad de mecanismos de alimentación y sus efectos ecológicos pueden variar ampliamente según la especie y la ubicación (Hixon, 1983). Ya se ha informado acerca del importante papel que tienen los herbívoros como mediadores en las diferentes interacciones en la competencia coral-algas. En consecuencia a esto, se ha considerado la herbivoría como un factor selectivo en la organización y desarrollo de comunidades coralinas (Littler y Littler, 1984; Hay, 1991; Berner, 1998).

Los peces herbívoros se pueden clasificar en dos grandes grupos de acuerdo a su comportamiento: herbívoros territoriales (establecen territorios pequeños en una o varias colonias las cuales son constantemente defendidas) y herbívoros con rango libre de forrajeo (se desplazan en cardúmenes de forrajeo que pueden ser mayores a 50 individuos, habitan en aguas poco profundas (< 10 m) ramoneando macroalgas y tapetes de algas filamentosas (Ogden y Lobel, 1978; Lewis y Wainwright, 1985; Edwards et al., 2014).

A Los principales peces herbívoros pertenecen 75 especies correspondientes a la familia Acanthuridae (cirujanos), 27 Siganidae, 79 Scaridae (peces loro) y aproximadamente 120 pertenecientes a la Pomacentridae (damiselas) (Hixon, 1983). En el Caribe las principales familias de peces herbívoros que se encuentran actualmente son: Acanthuridae, Blenidae, Kyphosidae, Pomacentridae y Scaridae. Siendo los más abundantes e importes sobre las comunidades algales arrecifales los scaridos, pomacentridos y acanthuridos (Ogden, 1976; Carpenter, 1986; Choat y Bellwood, 1991).

#### 4.6. CORALES *Siderastrea* spp.

*Siderastrea* es un género de corales duros que pertenecen al orden Scleractinia, clase Anthozoa. Cada coral está formado por una colonia de pólipos genéticamente idénticos, que secretan un esqueleto de carbonato de calcio, lo que los convierte en importantes constructores de arrecifes de coral como los demás corales hermatípicos del orden Scleractinia (Hoeksema, 2015). A este género pertenecen especies como *Siderastrea radians* (Pallas, 1766), *Siderastrea savignyana* (Edwards y Haime, 1850), *Siderastrea siderea* (Ellis y Solander, 1768) y *Siderastrea stellata* (Verrill, 1868) descritas y aceptadas actualmente en el Registro Mundial de Especies Marinas (Veron, 2000; Hoeksema, 2015).

Estos individuos están asociadas a hábitats en aguas soleadas, frecuentemente en zonas expuestas a la marea, en sustratos rocosos, de escombros o arenosos, así como en lechos de algas (Aronson et al., 2008), formando colonias que pueden llegar a medir más de 1 m de largo. Son conocidos por su gran resistencia a las altas tasas de sedimentos que ahogan a la mayoría de los corales (Borneman, 2001, 2008). Las diferentes especies de *siderastrea* están ampliamente distribuidas en aguas tropicales (océano Atlántico y del Indo-Pacífico) con un rango de profundidad entre 0.5 y 30.5 metros, y temperaturas promedio entre 19.81 a 28.81°C (Debelius et al., 1998). Las colonias más grandes generalmente forman hemisferios (domos) de superficie lisa. Presentan una coloración es uniforme entre crema, rosa y café, en ocasiones gris (Hoeksema y Cairns, 2018).

Para el Atlántico, particularmente para el Caribe se reportan *Siderastrea siderea* y *Siderastrea radians*. *S. siderea*, está presente en todo el Caribe colombiano tanto en arrecifes oceánicos como en continentales (Díaz-Pulido et al., 2004) presentando colonias incrustantes a masivas las cuales pueden llegar a medir hasta 2 m de diámetro. La coloración en vivo es gris claro o entre café y amarillo ocre (Hoeksema, 2015; Hoeksema y Cairns, 2018). Esta especie se encuentra en la parte somera del arrecife principalmente entre los 0.5 y 2 m., sin embargo, también se ha encontrado hasta los 60 m de profundidad, y principalmente está asociada a fondos blandos (Reyes y Santodomingo, 2002).

Aunque su distribución es reducida, cubre grandes extensiones en áreas influenciadas por el aporte de sedimentos a través de las desembocaduras de ríos y quebradas, por la

resuspensión de sedimentos por acción del oleaje. *S. siderea*, tiene un grado de exposición media al oleaje, el sustrato es una matriz calcárea, con un intervalo batimétrico entre 0 – 5 m, relieve ondulado e inclinación del sustrato suave (Díaz et al., 2000).

#### **4.6.1. Ubicación Taxonómica**

**REINO** Animal

**Phylum** Cnidaria

**Clase** Anthozoa Ehrenber, 1834

**Subclase Hexacorallia** Haeckel 1896

**Orden** Scleractinia Bourne, 1900

**Familia** Siderastreidae Vaughan y Wells, 1943

**Género** *Siderastrea* Blainville, 1830

*Siderastrea siderea* (Ellis y Solander, 1786)

#### **4.7. ANTECEDENTES**

Como se ha mencionado anteriormente, investigaciones sugieren que la sobrepesca de herbívoros arrecifales a escala local disminuye la resiliencia de los corales (Jompa y McCook, 2002; Díaz-Pulido y McCook, 2003; Hughes et al., 2003, 2007, 2010; Mumby y Steneck, 2008). Comúnmente, la pérdida de herbívoros en los arrecifes perturbados es seguida por la proliferación de macroalgas, lo que evita la recuperación coralina (Folke et al., 2004; Hughes et al., 2010) porque el establecimiento de algas limita el reclutamiento de coral. La reaparición de herbívoros ayuda a mitigar la persistencia de las comunidades dominadas por algas (Mumby et al., 2007; Mumby y Steneck, 2008; Hughes et al., 2010; Hoey y Bellwood, 2011). Sin embargo, la importancia de los procesos que median la proliferación de macroalgas y el cambio de fase de los arrecifes para lograr la recuperación de los corales aún son debatidos (Lapointe et al., 1997, 2004; Burkepile y Hay, 2006; Smith et al., 2010).

La presencia de especies útiles en restauración ha sido evaluada por medio del efecto de las algas filamentosas de tapete (ó céspedes algales) en el crecimiento y supervivencia del coral *Pocillopora capitata* en el Pacífico mexicano determinando que su crecimiento no cambia de manera significativa, en respuesta a la manipulación, lesiones —corte y adhesión apical— y el contacto con las algas filamentosas (Corado-Nava et al., 2014). Sin embargo, se ha reportado que las algas filamentosas causan efectos negativos visibles (crecimiento excesivo) e invisibles (disminución de la aptitud) sobre los corales adyacentes, y que estos últimos pueden sobrecrecer a los céspedes en condiciones de baja concentración de nutrientes y los céspedes sobrecrecer a los corales en la condición contraria; así mismo se encontró que la exclusión de herbívoros no tiene un efecto medible en la tasa de sobrecrecimiento de céspedes algales sobre los corales (Vermeij et al., 2010). No obstante, la evaluación de las respuestas de las interacciones entre corales y macroalgas determinó que en el caso de los corales estas dependen de los mecanismos de competencia, de la eficacia y momento de acción de éstos; mientras que, en las macroalgas, dependen del tipo y estrategia de crecimiento, de la susceptibilidad a los herbívoros y probablemente de la producción de sustancias alelopáticas (Márquez y Díaz, 2005).

Trabajos experimentales en el Caribe, que relacionan algas, corales y herbivoría en el ecosistema arrecifal coralino, se han enfocado en la interacción natural entre peces herbívoros y algas, pocos trabajos han evaluado experimentalmente los efectos de la herbivoría sobre macroalgas y corales (Espinoza y Rodríguez, 1987; Rogers, 1990; Stafford-Smith, 1992, 1993; Acosta-González et al., 2013). Algunos de estos incluyen estudios que hacen énfasis en la caracterización e identificación de las especies de algas presentes en el ecosistema arrecifal (Cetz-Navarro et al., 2008, 2015), otros sobre el cambio de fase coral-alga ocasionado por el crecimiento de algas epibiontes sobre corales pétreos (Contreras y Ortegón-Aznar, 2012). Por su parte, las interacciones coral-alga (cubrimiento, contacto directo e indirecto, y no contacto) discriminada por grupos funcionales de algas, fueron evaluadas teniendo de acuerdo a características morfológicas, resistencia a herbívoros, ciclo de vida e influencia antropogénica, indicando que estas interacciones pueden generar patrones de crecimiento de acuerdo con la época y que la distribución espacial de los grupos funcionales dependen en gran parte de factores como el tipo de sustrato, herbivoría, pastoreo

y otras variables ambientales que determinan su desarrollo (Mejía–Niño y Garzón–Ferreira, 2003). Otros experimentos en campo a mediano plazo relacionando algunas especies de algas en el Caribe (*Lobophora variegata*, *Dictyota pulchella*, *Halimeda opuntia* y algas filamentosas de tapete) y herbívoros respecto a la hidroclimatología de la zona, registraron que en presencia de herbívoros la abundancia de *Dictyota* varió con la estación mientras que la abundancia de *L. variegata*, las algas filamentosas y *H. opuntia* no varió; cuando la herbívora estuvo ausente, la abundancia de *L. Variegata* y *H.opuntia* varió con la estación, mientras que la cobertura de macroalgas y césped fue controlada principalmente por herbivoría (Ferrari et al., 2012).

En el Urabá chocoano, las zonas arrecifales más importantes pertenecen a los corregimientos de Capurganá y Sapzurro en jurisdicción del municipio de Acandí las cuales están dominadas por arrecifes franjeantes (Díaz-Pulido et al., 2004), allí se han realizado esfuerzos por parte de CODECHOCO, CORPOURABÁ, CORPODARIÉN, Universidad de Antioquia (López-Jiménez et al., 2016), INVEMAR (Díaz et al., 2000; Gómez-López et al., 2018), Universidad Javeriana (Peláez, 2010), entre otros, dirigidos hacia el estudio y la caracterización del estado de los arrecifes del Urabá. Se contabilizaron 3 aportes al conocimiento del estado de los arrecifes coralinos en la bahía Capurganá enfocados en la caracterización, distribución y biología de organismos (INVEMAR 2008). También se incluye un análisis ecológico de la estructura y la distribución espacial de las comunidades coralinas de llanura de la ensenada el Aguacate (González-Rodríguez, 2010), descripciones geomorfológicas y de zonación de los arrecifes teniendo en cuenta las variaciones en la cobertura de los corales y los diferentes factores que actúan sobre ellos, encontrando que uno de los más importantes fue la calidad del agua (carga de sedimentos y salinidad) influida por el río Atrato y por sistemas fluviales locales asociados a la bahía (Athearn y Zeigler, 1965; Díaz-Pulido et al., 2000; Díaz et al., 2000; INVEMAR, 2016).

Además, se ha evaluado experimentalmente la interacción sedimentos-algas-corales (López-Jiménez et al., “prep”) en el que se determinó que los sedimentos favorecen el desarrollo de algunas algas (*Ceramium cruciatum*, *Polysiphonia* sp., *Neosiphonia gorgoniae*, *Ceratodictyon variabile*, *Jania pumila*, *Cladophora* sp., *Caulerpa lanuginosa*), las cuales



influyen en el deterioro del ecosistema arrecifal coralino, siendo determinantes en el cambio de fase coral-alga.

Así pues, la degradación arrecifal ayuda a determinar las poblaciones y la aparición de algas en la bahía Capurganá con implicaciones importantes en la comprensión de la ecología del ecosistema y que las respuestas de la comunidad arrecifal dependen en gran medida de las características y origen de los sedimentos depositados en el arrecife. Sin embargo, esta zona es de las menos estudiadas de Colombia (Prah, 1985; Acero y Garzón, 1987) o presenta poca información publicada, a pesar de su importancia turística y ecológica (Acero y Garzón, 1987).

## 5. METODOLOGÍA

### 5.1. ÁREA DE ESTUDIO

El golfo de Urabá se encuentra ubicado entre las coordenadas  $8^{\circ}37' - 7^{\circ}55'$  N y  $77^{\circ}25' - 76^{\circ}55'$  W (Fig. 1). Su extremo noroccidental está marcado por Cabo Tiburón (Chocó), el extremo nororiental por Punta Arenas (Antioquia), el límite norte del Golfo lo constituye el mar Caribe y por el sur se encuentra bahía Colombia (Turbo), con un área aproximada de  $1800 \text{ km}^2$ . Las áreas coralinas del golfo de Urabá están restringidas principalmente a la zona norte del Golfo. En el área correspondiente a Chocó la zona coralina ocupa  $3.5 \text{ km}^2$  con formaciones de arrecifes franjeantes, parches coralinos y tapetes coralinos (Werding y Manjarrés, 1978; Prahly y Erhardt, 1985; Wells et al., 1988).

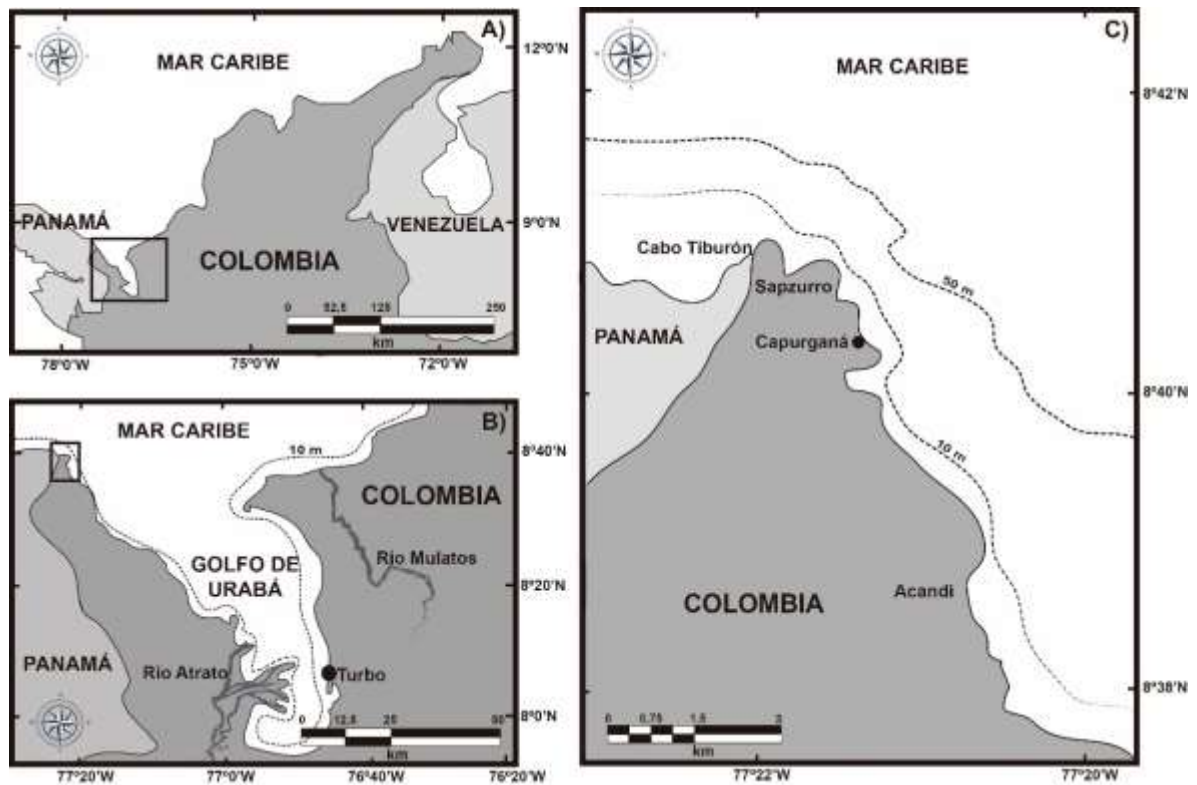


Figura 1. Ubicación del área de estudio en Colombia (a) con detalle departamental (b) y local (c).

La bahía Capurganá, municipio de Acandí, está ubicado al extremo norte del departamento del Chocó, fronterizo con Panamá en límites con Panamá ( $8^{\circ}37'08.7''$  N y  $77^{\circ}19'53.6''$  W). El área presenta sistemas pantanosos y de serranías que dan lugar a relieves que determinan el recorrido de los ríos, la formación de ciénagas y pantanos, de valles y cuencas relacionadas con las bajas alturas y las desembocaduras de tributarios en el Atrato (Pedroza, 1996; Ramírez y Molano, 1998). En el área afloran rocas volcánicas, vulcano-sedimentarias, sedimentarias e intrusivas con edades que van desde el Cretáceo Tardío hasta el Cenozoico, como son el Complejo Santa Cecilia–La Equis, el batolito de Acandí, cuerpos de Andesitas y Dacitas porfídicas, las sedimentitas de Tripogadi, las brechas de Triganá y las sedimentitas del río Cutí (Rodríguez et al., 2010).

La zona de estudio presenta temperatura promedio mensual de  $27.3$  °C, humedad relativa de 83 % y la precipitación oscila entre 4000 y 8000 mm anuales con un régimen de lluvias unimodal-biestacional con picos en abril y noviembre (IGAC, 2009). El fenómeno físico más influyente para la climatología intra-anual regional de esta zona de Colombia es desplazamiento latitudinal de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) generando dos temporadas climáticas contrastantes, v.g., seca y lluviosa (Poveda, 2004). En la temporada seca (de diciembre a marzo) predominan los vientos alisios desde el Noroeste con valores críticos superiores a 9 m/s, disminuye la precipitación y la temperatura ( $27.70 \pm 0.06$  °C), se incrementa la salinidad ( $33.81 \pm 1.65$  psu), la transparencia (10.51 m), la concentración de nutrientes inorgánicos (e.g.  $O_2$ :  $5.58 \pm 1.21$  mg/l) (IGAC, 1980; Chevillot, Molina, Giraldo y Molina, 1993), la sedimentación disminuye, el oleaje y las corrientes son intensos presentando mares de leva y causando efectos negativos (e.g. fragmentación de colonias de corales, erosión) sobre algunas especies de coral (Molina y Chevillot, 1992; Andrade, 1993; Lonin y Vásquez, 2005), se hace más frecuente la aparición de remolinos marinos y actividad de mesoescala que condicionan el transporte de sólidos suspendido con la corriente. Mientras que en la temporada lluviosa (de abril a noviembre, con un veranillo entre junio y julio), se presentan vientos débiles del sureste (procedentes del océano Pacífico y penetran por la cuenca del río Atrato desde la costa chocoana) con velocidades no superiores a 7 m/s, aumenta la precipitación disminuyendo así la salinidad ( $34.41 \pm 1.82$  psu), se aumenta la temperatura ( $28.56 \pm 0.17$  °C), la carga de sedimentos en el agua, la turbidez (9.4 m) y la

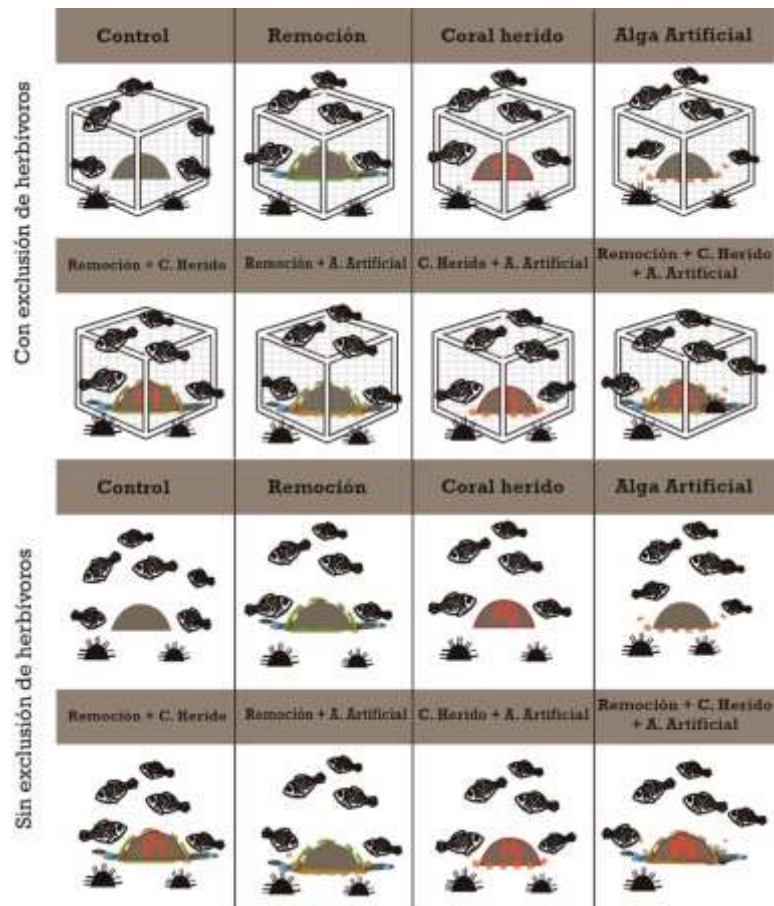
concentración de nutrientes (e.g. O<sub>2</sub>: 7.84 ± 0.12 mg/l). Debido a su forma semicerrada, el área de estudio está influenciada por la circulación de giros ciclónicos (Panamá - Colombia) y por la contracción costera del Golfo Darién, que fluye hacia el este formando un sistema de recirculación de agua (Andrade, 1993) y la dirección de la deriva no permite que los sedimentos del delta del Atrato se distribuyan a lo largo del golfo, así que el aporte de sedimentos se debe principalmente a las contribuciones biológicas de la costa chocona (García-Valencia, 2007; López-Jiménez et al., “en prep”).

## 5.2. DISEÑO EXPERIMENTAL

La selección de las especies de corales y algas evaluadas se realizó durante el pre-muestreo. Al evidenciarse la presencia constante de *Siderastrea siderea* en el sitio de estudio y su facilidad para ser identificada en campo con las guías de Reyes y Santodomingo (2002) y Hernández-Delgado (2009), se marcaron 48 individuos juveniles de esta especie de coral. Se buscaron especímenes sanos con tamaño entre 10-20 cm<sup>2</sup>, sin mordeduras o blanqueamiento visibles, a una profundidad entre 10-13 m, en condiciones de hábitat similares (grado de exposición y fisiografía similar) y con presencia de algas cercanas (entre 10 - 50 cm) de diferente grupo funcional (céspedes, coralinas o frondosas).

La evaluación de la competencia alga-coral se realizó, considerando la capacidad de cada organismo para colonizar sustrato, bajo dos parámetros: 1) cuando el sustrato está naturalmente ocupado por el presunto competidor y 2) cuando el presunto competidor ha sido intencionalmente herido o removido del sustrato. Se modificó el diseño metodológico de Venera-Pontón (2008) y Díaz-Pulido et al. (2011), implementando los tratamientos como se explica a continuación: (T1) Juveniles coralinos en contacto directo con algas y que no tendrán ningún tipo de manipulación (control). (T2) Juveniles coralinos a los que se les removió cuidadosamente todas las algas bentónicas ubicadas en un radio de 10 cm (remoción algal), para lo cual se frotó el sustrato con un cepillo plástico, cuidando de no tocar ni dañar el coral. (T3) Juveniles coralinos en contacto directo natural con algas y cuyos tejidos fueron dañados frotando suavemente un cepillo sobre la totalidad de su superficie, removiendo la capa superior de tejido y mucus ( $\leq 5$  mm) y evitando la muerte del coral. (T4) Juveniles

coralinos en contacto directo con algas artificiales (Talos de látex) unidas a la base de coral mediante masilla epóxica, con el fin de discernir en parte si los resultados de las interacciones sobre los corales se debían a efectos mecánicos, químicos y/o biológicos. (T5) Juveniles coralinos los cuales fueron previamente heridos y las algas ubicadas en un radio de 10 cm fueron removidas. (T6) Juveniles coralinos en contacto directo con algas artificiales a los que se les removió cuidadosamente todas las algas bentónicas ubicadas en un perímetro de 10 cm (remoción algal). (T7) Juveniles coralinos en contacto directo natural con algas y con algas artificiales cuyos tejidos fueron dañados. (T8) Juveniles coralinos en contacto directo con algas artificiales los cuales fueron previamente heridos y las algas ubicadas en un radio de 10 cm fueron removidas (Fig. 2).



**Figura 2.** Esquema gráfico del diseño experimental del efecto de herbivoría sobre la competencia coral-alga. Se plantean dos factores: 1. Herbivoría: (dos niveles: Con caja y sin caja. 2. Tratamientos de competencia (Ocho niveles: control, Remoción de algas, Daño coralino – herido, remoción + coral herido, Alga artificial, Algas + Alga artificial, Tejido Coralino + Alga artificial, Algas + Tejido Coralino + Alga artificial).

Para evaluar el rol de la herbivoría, se realizó un segundo grupo de tratamientos igual al anterior los cuales se cubrieron con cajas metálicas con un área de 2400 cm<sup>2</sup> (elaborada con varillas de hierro, pintadas con anticorrosivo y epóxica) con paredes de malla plástica (ojo de malla de 1 cm<sup>2</sup>), las cuales se enterraron firmemente en el sustrato de manera tal que los juveniles coralinos quedaron protegidos de los peces. Con el objetivo de valorar si las habilidades competitivas de los organismos estudiados fueron afectadas por la estacionalidad, el experimento completo se realizó durante la época de lluvias (julio a noviembre) y repetido durante la época seca (diciembre a abril). La toma de datos fue bimensual entre los meses de julio de 2018 y abril de 2019.

Durante todo el tiempo del experimento se realizó censo visual de peces [siguiendo el protocolo AGRRA (2010) modificado para las condiciones del estudio], se tomaron fotografías y videos en toda el área de estudio. Se ignoraron todas las observaciones de peces juveniles <15 cm de largo, debido a la dificultad de ser indentificados en detalle con las imágenes y grabaciones. Las abundancias de las especies fueron estimadas a partir de la siguiente asignación: A = abundante (> 30 individuos/m<sup>2</sup>), C = Común (entre 10 y 30 individuos/m<sup>2</sup>) y R = Raro (< 5 individuos/m<sup>2</sup>).

Las **variables respuesta** fueron: perímetro, diámetro máximo, y longitud superficial máxima en cada individuo coralino, implementando el modelo de medición planteado por Venera-Pontón (2008). Las variaciones de estas medidas a lo largo del experimento constituyeron un indicador del avance y la expansión de los juveniles coralinos en el sustrato, así como de la colonización algal sobre éstos.

Se planteó un diseño factorial 2<sup>4</sup>, en el cual hubo cuatro factores con dos niveles: “herbivoría (Con caja y Sin caja)”, Competencia: “Remoción (Con y Sin)”, Alga artificial (Con y Sin) y “Herida (Con y Sin)”. Se realizaron tres réplicas (unidades muestrales) de cada tratamiento, las cuales fueron marcadas al inicio del experimento, con el fin de evaluar la respuesta de cada uno de los competidores (Tabla 2).

**Tabla 2.** Diseño experimental del efecto de herbivoría sobre la competencia coral-alga. Se plantean dos factores: 1. Herbivoría: (dos niveles: Con caja y sin caja). 2. Tratamientos de competencia (Ocho niveles: Control, Remoción algal, Daño coralino – herido, remoción + coral herido, Algas artificiales, Algas + Algas artificiales, Tejido Coralino + Algas artificiales, Algas + Tejido Coralino + Algas artificiales). Con **A**: Algas naturales, **TC**: Tejido Coralino, **Aa**: Algas artificiales.

		<b>Competencia</b>							
		<b>Remoción</b>							
		Control	Alga artificial	A	TC	A + TC	A+ Aa	TC + Aa	A + TC + Aa
<b>Herbivoría</b>	<b>Sin Caja</b>	3	3	3	3	3	3	3	3
	Réplicas	Réplicas	Réplicas	Réplicas	Réplicas	Réplicas	Réplicas	Réplicas	Réplicas
<b>Con Caja</b>	3	3	3	3	3	3	3	3	
	Réplicas	Réplicas	Réplicas	Réplicas	Réplicas	Réplicas	Réplicas	Réplicas	

### 5.3. FASE DE LABORATORIO

Las mediciones de las dimensiones de los individuos coralinos fueron corroboradas a partir de imágenes fotográficas tomadas a cada individuo en campo y procesadas en el programa SigmaScan Pro Versión 5.0.

Las algas que fueron colectadas (removidas) tanto al inicio como al final del experimento fueron fijadas con una mezcla de agua de mar con formol al 4%. Posteriormente, se almacenaron en una hielera de tal manera que estuvieran protegidas de la luz. Luego, estas fueron transportadas al laboratorio del Grupo de Investigación GISMAC en la sede de Estudios agropecuarios de la Universidad de Antioquia, en el cual permanecieron selladas hasta que fueron procesadas para su identificación.

Finalizada la fase de campo, se realizó el análisis e identificación taxonómica a nivel de especie y/o género usando claves especializadas como Parma et al. (1987), Littler y Littler (2000), Barreno y Pérez-Ortega (2003) y León et al. (2017). Además, a cada especie o morfotipo le fue asignado un grupo morfo-funcional siguiendo la propuesta de Littler y Littler (2000). Adicionalmente, el nombre de las especies se asignó de acuerdo a Guiry y Guiry (2019).

La identificación de los peces se realizó utilizando las descripciones de Humann (1997), Humann & Deloach (2002) y claves taxonómicas (Cervigón, 1994, 1996, 2005).

Siguiendo el criterio de Viesca-Lobatón (2003), Froese (2009), Robertson & Allen (2015) y Chasqui et al. (2017) se clasificaron las especies de peces por categoría ecológica según su tipo de alimentación (Carnívoros, Herbívoros, Omnívoros y filtradores). Los videos se realizaron con cámara GoPro 4 y Canon Powershot G7x mark II.

#### 5.4. ANÁLISIS DE DATOS

Los efectos de la herbivoría sobre la competencia coral - algas se analizaron utilizando un Análisis de Varianza (ANOVA) factorial de tres vías con: a) tratamientos de la herbivoría (dos niveles: con y sin caja), b) la época climática (dos niveles: Húmeda y Seca), c) tratamientos de competencia (Ocho niveles: control, Remoción de algas, Daño coralino – herido, remoción de algas + coral herido, Alga artificial, remoción de algas + Alga artificial, Daño coralino + Alga artificial, remoción de algas + daño Coralino + Alga artificial). Se usaron los promedios estadísticos de dispersión (desviación estándar y error estándar). El modelo estadístico utilizó el área de cada colonia como variable respuesta a partir del cálculo de ésta utilizando los datos medidos (perímetro, diámetro máximo, y longitud superficial máxima) en cada individuo. Los supuestos de normalidad (test de Shapiro-Wilks) y homogeneidad de varianzas (test de Bartlett) se calcularon dentro de cada tratamiento y la aditividad e independencia de los residuos del modelo estadístico (ANOVA factorial, ecuación 1). Para detectarlas diferencias significativas entre los tratamientos se empleó la prueba DMS (Diferencia Mínima Significativa / LSD “Least Significant Difference”) de Fisher. El modelo se aplicó para un nivel de confianza del 95% en la determinación de los efectos estadísticamente significativos.

$$ME: Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_k + \theta_l + (\alpha\beta)_{ij} + (\alpha\gamma)_{ik} + (\alpha\theta)_{il} + (\beta\gamma)_{jk} + (\beta\theta)_{jl} + (\gamma\theta)_{kl} + (\alpha\beta\gamma\theta)_{ijkl} + \varepsilon_{ijkl}$$

**Ecuación 1.** Modelo Estadístico

Dónde:  $Y_{ijkl}$ : observación del tratamiento  $i$ , en el nivel  $j$  del factor fila y en el nivel  $l$  del factor columna,  $\mu$ : media general,  $\alpha_i$ : Efecto debido al  $i$ -ésimo nivel del factor A,  $\beta_j$ : Efecto debido al  $j$ -ésimo nivel del factor B,  $\gamma_k$ : Efecto debido al  $k$ -ésimo nivel del factor C,



$\theta_l$ : Efecto debido al  $l$ -ésimo nivel del factor D,  $(\alpha\beta)_{ij}$ : Efecto de la interacción de los factores AB,  $(\alpha\gamma)_{ik}$ : Efecto de la interacción de los factores AC,  $(\alpha\theta)_{il}$ : Efecto de la interacción de los factores AD,  $(\beta\gamma)_{jk}$ : Efecto de la interacción de los factores BC,  $(\beta\theta)_{jl}$ : Efecto de la interacción de los factores BD,  $(\gamma\theta)_{kl}$ : Efecto de la interacción de los factores CD,  $(\alpha\beta\gamma\theta)_{ijkl}$  : Efecto de la interacción en la combinación  $ijkl$  de los factores ABCD,  $\varepsilon_{ijkl}$ : Error aleatorio normal e independientemente distribuido con media cero y varianza común  $(0, s^2)$ .

Dado que todas las variables respuesta estaban relacionadas geométricamente, se construyó una variable latente compuesta por una combinación lineal de las mismas (área), a partir de un análisis de reducción de dimensión. Dicho constructo se obtuvo por un análisis de componentes principales. De tal manera que el diseño factorial tomó una única variable respuesta.

Los análisis se realizaron utilizando los programas SPSS Versión 25 (IBM, 2018), STATGRAPHICS Centurion 16.1 (2009) y R-Project (2015).

## 6. RESULTADOS

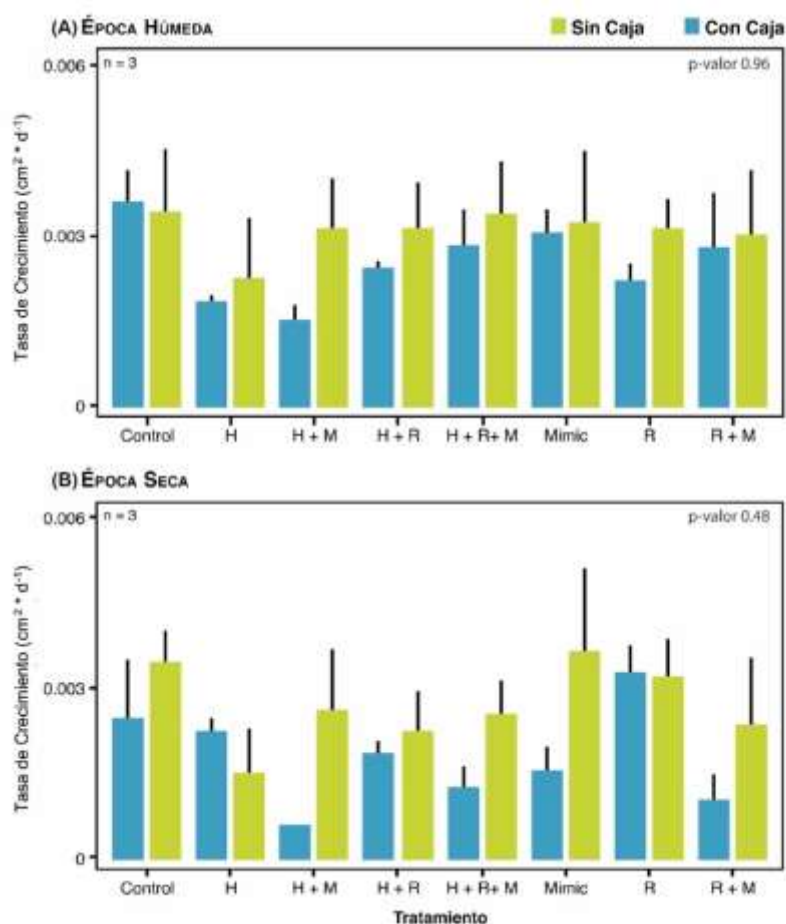
La herbivoría y la época climática mostraron un efecto significativo sobre la variación del crecimiento coralino (ANOVA,  $P < 0.05$ ; Herbivoría  $F = 7.891$ ,  $GL = 1$ ,  $P = 0.006$ ; Época  $F = 4.770$ ,  $GL = 1$ ,  $P = 0.032$ , Tabla 3). Cuando los corales estaban descubiertos crecieron más que cuando estaban aislados con jaulas y la aparición de algas fue mayor dentro de las jaulas que fuera de ellas, mientras que el tratamiento de competencia no presentó interferencia en el crecimiento (Competencia  $F = 1.585$ ,  $GL = 7$ ,  $P = 0.155$ ). No se encontró diferencias significativas en los análisis de la interacción de los factores (herbivoría, época y competencia) (ANOVA,  $P > 0.05$ ;  $P = 0.798$ ) probablemente debido a un error tipo II, sin embargo, la prueba DMS mostró diferencias en algunos tratamientos. Hubo diferencias en el crecimiento del coral (área) entre las épocas (ANOVA factorial,  $P = 0.032$ ), siendo mayor en la época seca (Media  $0.0029 \pm SD 0.0243 \text{ cm}^2/\text{día}$ ) que en la época húmeda (Media  $0.0022 \pm SD 0.0161 \text{ cm}^2/\text{día}$ ) (Fig. 3). La herbivoría presentó diferencias significativas (ANOVA factorial,  $P = 0.006$ ) donde el crecimiento en el tratamiento con-exclusión fue menor (Media  $11.221 \pm SD 5.966$ ) que sin-exclusión (Media  $12.167 \pm SD 6.798$ ). El experimento demostró que todos los individuos coralinos crecieron bajo las condiciones aplicadas partiendo desde las condiciones iniciales de cada coral (Fig. 3). Independientemente del período climático, los juveniles coralinos crecieron más rápidamente (Media  $0.00261 \pm SD 0,00043 \text{ cm}^2/\text{día}$ ) cuando las algas fueron removidas (10 cm a la redonda) y los herbívoros no fueron excluidos, pero fueron colonizados por algas filamentosas de tapete (AFT) cuando sus tejidos fueron dañados durante ambos periodos (Fig. 3).

**Tabla 3.** ANOVA para variación del crecimiento ( $\text{cm}^2/\text{día}$ ) de los individuos respecto a la competencia, la presencia o no de herbívoros y las épocas climáticas.

Fuente	Gl	Suma de Cuadrados	Cuadrado Medio	Razón-F	Valor-P
<b><i>Experimento Completo de 3 vías</i></b>					
A: Herbivoría	1	1.29E <sup>-05</sup>	1.293E <sup>-05</sup>	7.8910	<b>0.0066*</b>
B: Época	1	7.82E <sup>-06</sup>	7.816E <sup>-06</sup>	4.7707	<b>0.0326*</b>
C: Competencia	7	1.82E <sup>-05</sup>	2.598E <sup>-06</sup>	1.5855	0.1558
Herbivoría*Época	1	7.69E <sup>-07</sup>	7.691E <sup>-07</sup>	0.4694	0.4957
Herbivoría*Competencia	7	7.36E <sup>-06</sup>	1.051E <sup>-06</sup>	0.6416	0.7198

Continuación Tabla 3

Época*Competencia	7	7.11E <sup>-06</sup>	1.016E <sup>-06</sup>	0.6200	0.7375
<b>Herbivoría*Época*Competencia</b>	7	6.23E <sup>-06</sup>	8.906E <sup>-07</sup>	0.5436	0.7982
<b>Análisis de 2 Vías – Época Húmeda</b>					
Treatment	7	9.28E <sup>-06</sup>	1.33E <sup>-06</sup>	0.7701	0.6163
Herbivory	1	3.70E <sup>-06</sup>	3.70E <sup>-06</sup>	2.1457	0.1527
Treatment*Herbivory	7	3.15E <sup>-06</sup>	4.50E <sup>-07</sup>	0.2612	0.9644
Treatment	7	9.28E <sup>-06</sup>	1.33E <sup>-06</sup>	0.7701	0.6163
<b>Análisis de 2 Vías – Época Seca</b>					
Treatment	7	1.60E <sup>-05</sup>	2.29E <sup>-06</sup>	1.4712	0.2127
Herbivory	1	1.00E <sup>-05</sup>	1.00E <sup>-05</sup>	6.4341	0.0162
Treatment*Herbivory	7	1.04E <sup>-05</sup>	1.49E <sup>-06</sup>	0.9596	0.4764
Treatment	7	1.60E <sup>-05</sup>	2.29E <sup>-06</sup>	1.4712	0.2127



**Figura 3.** Variación en el crecimiento de los individuos coralinos con exclusión y no exclusión de herbívoros a lo largo del experimento en la época húmeda y la época seca. (A) Época húmeda. (B) Época seca. Las barras negras representan la exclusión de herbívoros y las grises la no exclusión. **H** = Daño coralino – herido, **H+M** = Daño coralino + Alga artificial, **H+R** = Daño coralino + Remoción de algas, **H+R+M** = combinación de todos los tratamientos, **Mimic - M** = Alga Artificial, **R** = Remoción de algas, **R+M** = Remoción + Alga artificial.

Los corales de los tratamientos T3 (daño al tejido coralino), T5 (remoción de algas + daño al tejido coralino) y T7 (daño al tejido coralino + juveniles con algas artificiales) durante ambas épocas no fueron colonizados por algas (ANOVA factorial,  $P > 0.05$ ), aunque crecieron más lentamente en la época húmeda (Media  $10.418 \pm SD 5.201$ ) que en la época seca (Media  $11.623 \pm SD 5.603$ ). También se encontró que el comportamiento de la variable respuesta a la largo del experimento no es homogénea ( $P > 0.05$ ) evidenciando diferencias significativas, particularmente entre algunos de los tratamientos remoción algal y herida coralina (DMS de Fisher,  $P = 0.2667$ ); también entre los tratamientos control, remoción algal + alga artificial, herida coralina y herida coralina + alga artificial, herida y alga artificial (DMS de Fisher,  $P = 0.2570$ ,  $P = 0.3482$ ,  $P = 0.3455$ ,  $P = 0.2462$ , respectivamente, Tabla 4).

**Tabla 4.** Resultados de la prueba DMS para la variación del área de los juveniles. Cada celda contiene el valor P para las diferencias entre los tratamientos de sus respectivas filas y columnas. **H** = Coral Herido, **R** = Remoción algal, **M** = Alga artificial, **H+R** = Remoción+Herida del coral, **H+M** = Herida del coral+Alga artificial, **R+M** = Remoción algal + Alga artificial, **H+R+M** = todos los tratamientos combinados, \* = diferencia de medias es significativa en el nivel 0.

	Control	H	R	H + R	M	H + M	R + M	H+R+M
Control		0,3482*	0,8150	0,2250	0,1020	0,3455*	0,2570*	0,2025
H	0,3482*		0,2667*	0,1232	0,2462*	0,0027	0,0912	0,1457
R	0,8150	0,2667*		0,1435	0,0205	0,2640*	0,1755	0,1210
H+R	0,2250	0,1232	0,1435		0,1230	0,1205	0,0320	0,0225
M	0,1020	0,2462*	0,0205	0,1230		0,2435*	0,1550	0,1005
H+M	0,3455*	0,0027	0,2640*	0,1205	0,2435*		0,0885	0,1430
R+M	0,2570*	0,0912	0,1755	0,0320	0,1550	0,9885		0,0545
H+R+M	0,2025	0,1457	0,1210	0,0225	0,1005	0,1430	0,0545	

Para el T1 (tratamiento control) se encontró diferencia significativa entre épocas, siendo mayor el crecimiento en la época húmeda (31.03 % más) respecto a la época seca. Por su parte, el crecimiento de los juveniles coralinos heridos, fue mayor sin exclusión de herbívoros (aumento del 18.55 %, Media  $11.478 \pm SD 6.112$ ) que con exclusión (Media  $9.359 \pm SD 3.90$ ) en la época húmeda; mientras que en la época seca el mayor crecimiento fue evidenciado en los juveniles sin interacción con herbívoros (32.67 % más, Media  $12.606 \pm SD 6.425$ ) que en el tratamiento de exclusión de herbívoros (Media  $9.966 \pm SD 4.782$ ). El crecimiento de los juveniles del T2 (remoción de algas) no presentó diferencias significativas (Tabla 4), no obstante, en la época seca este tratamiento fue más beneficioso para el

crecimiento coralino (con o sin exclusión de herbívoros) que, en la época húmeda, mostrando una respuesta positiva en el crecimiento de los juveniles con herbívoros (28.73% más) que sin herbívoros ( $P = 0.016$ , Valor- $P < 0.05$ ; Media  $\pm$  DE,  $9.871 \pm 8.298$  y  $9.229 \pm 5.901$  respectivamente).

Los resultados del experimento revelan que el tratamiento T6 (remoción de algas + juveniles con algas artificiales) en la época seca tuvo mayor crecimiento (55.82 % más) con herbívoros respecto a la exclusión de herbívoros (Media  $\pm$  DE,  $16.312 \pm 8.600$  y  $11.022 \pm 8.565$  respectivamente, Tabla 3), y en la época húmeda (DMS de Fisher, 7.48 %, Tabla 4) el crecimiento de los corales con ausencia o presencia de herbívoros fue similar.

El efecto del T4 (Juveniles con algas artificiales) influyó mayormente (57.01 % más) en el crecimiento del coral en la época seca con presencia de herbívoros (Media  $17.244 \pm$  SD  $7.785$ ) que sin ellos (Media  $11.553 \pm$  SD  $4.986$ ); sin embargo, sin herbívoros se puede observar un efecto sinérgico del T4 con otros factores (remoción o herida), mientras que, en la época húmeda la respuesta fue mayormente homogénea (6.26 %). Por su parte, el T8 (juveniles heridos con remoción de algas y algas artificiales) tuvo un comportamiento similar en ambas épocas (mayor crecimiento con herbívoros que sin ellos), el crecimiento en la época húmeda fue más homogéneo (Diferencia = 16.29%; Media  $\pm$  DE,  $10.548 \pm 5.796$  con herbívoros y  $9.748 \pm 2.431$  sin herbívoros) que en la época seca donde se evidencia una diferencia del 50.66% del crecimiento en el tratamiento con herbívoros respecto al tratamiento sin herbívoros (Media  $\pm$  DE,  $14.824 \pm 6.116$  y  $10.775 \pm 2.320$  respectivamente).

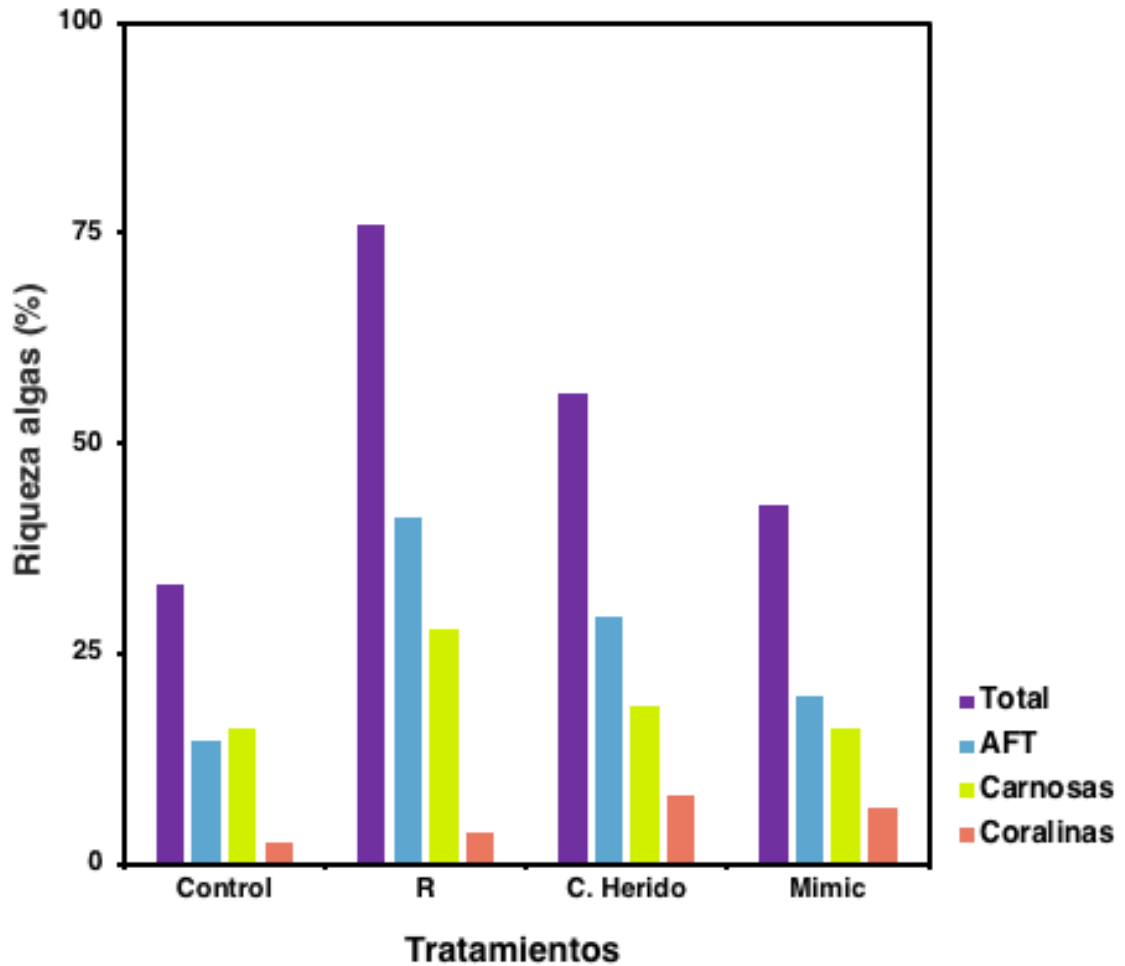
Los juveniles coralinos establecieron interacciones de contacto directo con algas filamentosas de tapete (Cyanobacteria, Rhodophyta, Chlorophyta) pero también fueron cubiertos por algas carnosas y coralinas. Se identificaron 75 morfoespecies de algas que fueron removidas de todos los juveniles de *Siderastrea siderea* (Tabla 5), las cuales pertenecen a tres grupos morfofuncionales: dominadas por algas filamentosas de tapete (56.7%), algas carnosas (33.3%) y algas coralinas (12%) en menor abundancia. Se encontró una diferencia entre las algas removidas en el control (menor número de morfos) con los demás tratamientos, sin embargo, la tendencia hacia más presencia de algas filamentosas fue conservada en todos los tratamientos, seguido de las algas carnosas y en menor cantidad las algas coralinas.

**Tabla 5.** Listado de especies de algas arrecifales encontradas durante el estudio (antes y después experimento). Remoc = Remoción, C. Her. = Coral Herido, A. Art = Algas artificiales de latex. Las especies señaladas con \* hacen referencia a las más abundantes en cada grupo representado en el experimento.

Taxa	Experimento			
	Control	Remoc.	C. Her.	A. Art
<b>ALGAS FILAMENTOSAS DE TAPETE</b>				
1 <i>Aglaothamnion</i> sp. Feldmann-Mazoyer,		X	X	
2 <i>Aglaothamnion cordatum</i> (Børgesen) Feldmann-Mazoyer		X		
3 <i>Antithamnion antillanum</i> Børgesen		X	X	X
4 <i>Boodleopsis</i> sp. A. Gepp & ES Gepp				X
5 <i>Bryopsis</i> sp. J.V. Lamouroux	X	X		
6 <i>Bryopsis hypnoides</i> J. V. Lamouroux		X		X
7 <i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh		X		
8 <i>Bryopsis ramulosa</i> Montagne		X		
9 <i>Ceramium brevizonatum</i> H. E. Petersen	X	X		
10 <i>Ceramium cimbricum</i> H. E. Petersen	X	X	X	X
11 <i>Ceramium cruciatum</i> Collins & Hervey	X	X	X	X
12 <i>Ceramium flaccidum</i> (Harvey ex Kützing) Ardissona			X	
13 <i>Chaetomorpha</i> sp. Kützing		X	X	X
14 <i>Chondria baileyana</i> (Montagne) Harvey		X		
15 <i>Chondria capillaris</i> (Hudson) M. J Wynne			X	
16 <i>Chondria floridana</i> (Collins) M. Howe			X	X
17 <i>Cladophora albida</i> (Nees) Kützing		X	X	
18 <i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing		X	X	X
19 <i>Cladophora vagabunda</i> (Linnaeus) Hoek		X	X	
20 Cyanobacteria sp1. Stanier ex Cavalier-Smith	X	X	X	X
21 Cyanobacteria sp2. Stanier ex Cavalier-Smith		X		
22 Cyanobacteria sp3. Stanier ex Cavalier-Smith			X	
23 Cyanobacteria sp4. Stanier ex Cavalier-Smith	X			
24 Cyanobacteria sp5. Stanier ex Cavalier-Smith		X		
25 Cyanobacteria sp6. Stanier ex Cavalier-Smith		X		
26 Cyanobacteria sp7. Stanier ex Cavalier-Smith			X	
27 Cyanobacteria sp8. Stanier ex Cavalier-Smith				X
28 <i>Dasya</i> sp. C. Agardh		X	X	
29 <i>Hincksia</i> sp. J. E. Gray	X	X		
30 <i>Hincksia michelliae</i> (Harvey) P. C. Silva		X		
31 <i>Hypnea valentiae</i> (Turner) Montagne				X
32 <i>Lophosiphonia</i> sp. Falkenberg			X	
33 <i>Lyngbya</i> sp. C. Agardh ex Gomont		X		X
34 <i>Lyngbya confervoides</i> C. Agardh ex Gomont		X		
<i>Neosiphonia sertularioides</i> (Grateloup) K. W. Nam & P. J. Kang		X	X	X
36 <i>Melanothamnus gorgoniae</i> (Harvey) Díaz-Tapia & Maggs		X	X	
37 <i>Polysiphonia</i> sp. Greville	X	X	X	
38 <i>Polysiphonia atlantica</i> Kapraun & J. N. Norris	X	X	X	
39 <i>Polysiphonia denudata</i> (Dillwyn) Greville ex Harvey		X	X	X

40	<i>Polysiphonia havanensis</i> Montagne	X	X	X	X
41	<i>Trichogleopsis pedicellata</i> J. Schwede	X	X		
<b>TOTAL: 41</b>					
<b>Porcentaje: 54.66 %</b>		14.67%	41.33%	29.33%	18%
<b>ALGAS CARNOSAS</b>					
42	<i>Acanthophora</i> sp. J. V. Lamouroux			X	
43	<i>Acanthophora Spicifera</i> (M.Vahl) Børgesen	X	X		X
44	<i>Apoglossum</i> sp. J. Agardh		X		
45	<i>Champia</i> sp. Desvaux			X	X
46	<i>Champia salicornioides</i> Harvey		X	X	X
47	<i>Dictyopteris delicatula</i> J. V. Lamouroux	X	X		X
48	<i>Dictyopteris jamaicensis</i> W. R Taylor			X	
49	<i>Dictyota bartayresiana</i> J. V. Lamouroux	X	X	X	
50	<i>Dictyota caribaea</i> Hörnig & Schnetter	X	X		
51	<i>Dictyota humifusa</i> Hörnig, Schnetter & Coppejans	X	X	X	X
52	<i>Dictyota menstrualis</i> (Hoyt) Schnetter, Hörning & Weber- Peukert		X	X	X
53	<i>Gelidiopsis</i> sp. F. Schmitz	X	X	X	
54	<i>Ceratodictyon variable</i> (J.Agardh) R. E. Norris		X	X	
55	<i>Griffithsia</i> sp. C. Agardh		X	X	X
56	<i>Griffithsia schousboei</i> Montagne		X		
57	<i>Halymenia</i> sp. C. Agardh	X	X		
58	<i>Halymenia echinophysa</i> Collins & M. Howe		X		
59	<i>Laurencia</i> sp. J. V. Lamouroux	X	X	X	X
60	<i>Laurencia poiteaui</i> J. V. Lamouroux	X	X	X	X
61	<i>Yuzurua poiteaui</i> (J. V. Lamouroux) Martin-Lescanne		X		
62	<i>Lobophora variegata</i> (J. V. Lamouroux) Womersley ex E. C. Oliveira	X	X	X	
63	<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackhouse) Greville		X		
64	<i>Padina</i> sp. Adanson				X
65	<i>Padina gymnospora</i> (Kützing) Sonder	X	X	X	X
66	<i>Turbinaria tricostata</i> E. S. Barton	X	X		X
<b>TOTAL: 25</b>					
<b>Porcentaje: 33.33 %</b>		16%	28%	18.67%	16%
<b>ALGAS CORALINAS</b>					
67	<i>Amphiroa</i> sp. J. V. Lamouroux	X	X	X	X
68	<i>Amphiroa beauvoisii</i> . J. V. Lamouroux		X		
69	<i>Amphiroa rigida</i> J. V. Lamouroux			X	X
70	<i>Galaxaura</i> sp. J. V. Lamouroux			X	X
71	<i>Galaxaura rugosa</i> (J. Ellis & Solander) J. V. Lamouroux		X		
72	<i>Jania</i> sp. J. V. Lamouroux	X	X	X	X
73	<i>Jania adhaerens</i> J. V. Lamouroux			X	X
74	<i>Jania pumila</i> J. V. Lamouroux		X		
75	<i>Mesophyllum mesomorphum</i> (Foslie) W. H. Adey			X	
<b>TOTAL: 9</b>					
<b>Porcentaje: 12 %</b>		2,67%	6.67%	8%	6,67%

Las algas que fueron colectadas tanto al inicio como al final del experimento presentaron una composición similar de especies en el cual la mayor presencia fue atribuida a las AFT (Fig. 4). Sin embargo, se notó que en la época del inicio del experimento hubo mayor presencia de especies de algas de los géneros *Cladophora*, *Ceramium* y *Chondria*, mientras que al final *Polysiphonia*, *Dyctiota* y *Lobophora* fueron los más dominantes.



**Figura 4.** Especies de macroalgas de cada grupo funcional encontradas en todos los tratamientos y, especies por grupo funcional en cada tratamiento. Con: **C. Herido** = daño al tejido coralino, **Mimic** = Alga artificial, **R** = Remoción

Adicionalmente, por medio de censo visual en toda el área de estudio seleccionada, se identificaron un total de 33 especies de peces pertenecientes a 12 familias (Tabla 6) donde las principales observadas corresponden a Labridae, Pomacentridae, Scaridae y Hemulidae.



**Tabla 6.** Listado de especies de peces encontrados a través de censo visual durante el estudio. A=Abundante (> 30 individuos/m<sup>2</sup>), C=Común (entre 10 y 30 individuos/m<sup>2</sup>), R=Raro (< 5 individuos/m<sup>2</sup>).

Familia	Especie	Nivel Trófico	Presencia
Pomacentridae	<i>Abudefduf saxatilis</i> Linnaeus	Omnívoro	A
Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i> Castelnau	Herbívoro	C
Acanthuridae	<i>Acanthurus chirurgus</i> Bloch	Herbívoro	R
Acanthuridae	<i>Acanthurus coeruleus</i> Bloch & Schneider	Herbívoro	C
Haemulidae	<i>Anisotremus virginicus</i> Linneo	Herbívoro	C
Labridae	<i>Bodianus rufus</i> Linneo	Carnívoro	C
Tetraodontidae	<i>Canthigaster figueiredoi</i> Moura & Castro	Omnívoro	R
Tetraodontidae	<i>Canthigaster rostrata</i> Bloch	Omnívoro	C
Carangidae	<i>Caranx ruber</i> Bloch	Carnívoro	C
Chaetodontidae	<i>Chaetodon capistratus</i> Linneo	Carnívoro	C
Chaetodontidae	<i>Chaetodon ocellatus</i> Bloch	Carnívoro	C
Pomacentridae	<i>Chromis chromis</i> Cuvier	Filtrador	R
Pomacentridae	<i>Chromis multilineata</i> Guichenot	Filtrador	R
Haemulidae	<i>Haemulon carbonarium</i> Poey	Carnívoro	C
Haemulidae	<i>Haemulon flavolineatum</i> Desmarest	Carnívoro	R
Haemulidae	<i>Haemulon macrostomum</i> Cuvier	Carnívoro	C
Labridae	<i>Halichoeres bivittatus</i> Bloch	Carnívoro	A
Labridae	<i>Halichoeres maculipinna</i> Müller & Troschel	Carnívoro	C
Labridae	<i>Halichoeres radiatus</i> Linneo	Carnívoro	C
Kyphosidae	<i>Kyphosus</i> sp. Lacépède	Omnívoro	C
Pomacentridae	<i>Microspathodon chrysurus</i> Cuvier	Omnívoro	C
Serranidae	<i>Mycteroperca bonaci</i> Poey	Carnívoro	R
Scorpaenidae	<i>Pterois Volitans</i> Linneo	Omnívoro	C
Scaridae	<i>Scarus iseri</i> Bloch	Herbívoro	C
Scaridae	<i>Scarus taeniopterus</i> Desmarest	Herbívoro	C
Scaridae	<i>Sparisoma aurofrenatum</i> Valenciennes	Herbívoro	C
Scaridae	<i>Sparisoma rubripinne</i> Valenciennes	Herbívoro	C
Scaridae	<i>Sparisoma viride</i> Bonnaterre	Herbívoro	C
Pomacentridae	<i>Stegastes adustus</i> Castelnau	Omnívoro	C
Pomacentridae	<i>Stegastes planifrons</i> Cuvier	Herbívoro	A
Pomacentridae	<i>Stegastes partitus</i> Poey	Herbívoro	C
Sphyraenidae	<i>Sphyraena barracuda</i> Edwards	Carnívoro	R
Labridae	<i>Thalassoma bifasciatum</i> Bloch	Carnívoro	C
Carangidae	<i>Trachinotus goodai</i> Jordan & Evermann	Carnívoro	R

Carnívoros: 39.4 %, Herbívoros: 36.5 %, Omnívoros: 18.2 %, Filtradores 6%.

En general, los peces carnívoros, fueron los más abundantes durante todo el periodo de estudio (Fig. 5), seguidos por los herbívoros (cuyas especies encontradas fueron comunes a lo largo del muestreo). Los peces territoriales (Pomacentridae) fueron el grupo más abundante de los registrados con 21.21 % del total de especies registradas y el 25 % del total de peces herbívoros siendo la especie *Stegastes planifrons* la más abundante del grupo. En

cuanto a los herbívoros móviles (Scaridae y Acanthuridae) representaron el 24.24 % de todas las especies de peces y el 66.66 % del total de peces herbívoros observados. Las más abundantes de este grupo fueron *Acanthurus coeruleus*, *Sparisoma aurofrenatum* y *Scarus iseri*.

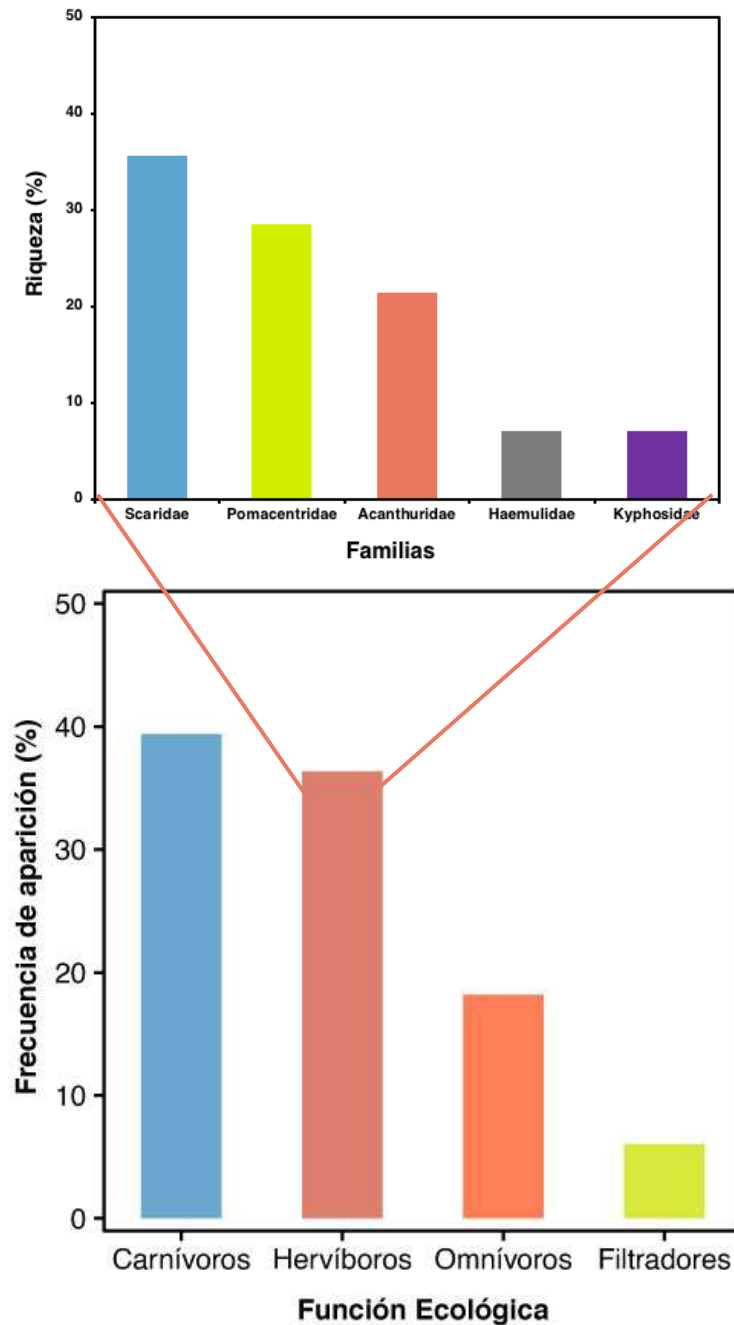


Figura 5. Presencia de peces en el experimento medido en el porcentaje y la frecuencia de aparición.

## 7. DISCUSIÓN

Aunque en el presente experimento no hubo un efecto estadístico significativo marcado en la competencia probablemente a un error tipo II, se ha notado con base en otras observaciones del estudio que este tipo de interacciones está presente en la relación coral-alga. Por su parte, los juveniles coralinos crecieron más rápidamente en presencia de herbívoros y cuando las algas fueron removidas en ambas épocas climáticas; lo cual evidencia la existencia de competencia entre los juveniles coralinos *de S. siderea* y las algas arrecifales; como resultado de esto, la competencia expone como cada organismo involucrado (coral-alga) es reducido ante la presencia, abundancia, salud o competidor (Schoener, 1983; Underwood, 1986; McCook et al., 2001; Birrell, McCook, Willis y Díaz-Pulido, 2008), esto se ha evidenciado particularmente entre algunos de los tratamientos remoción algal y herida coralina (DMS de Fisher,  $P = 0.2667$ ); también entre los tratamientos control, remoción algal + alga artificial, herida coralina y herida coralina + alga artificial, herida y alga artificial (DMS de Fisher,  $P = 0.2570$ ,  $P = 0.3482$ ,  $P = 0.3455$ ,  $P = 0.2462$ , respectivamente). Es pertinente mencionar que, no todas las especies de juveniles de coral están igualmente capacitadas para evitar el recubrimiento por parte de las algas, ya que esto depende del tipo de organismo y sus capacidades competitivas (Díaz-Pulido y McCook, 2004; Nugues y Bak, 2006; Venera-Pontón, 2008). No obstante, y aunque las capacidades competitivas de los corales pueden mostrar a grandes rasgos características de las macroalgas que pueden ofrecer explicaciones más claras en casos particulares de dependencia entre las especies (coral o algas) y el modo como estas interactúan, es así como las macroalgas *Lobophora variegata*, *Dictyota* sp., y *Padina* sp., debido a su rápido crecimiento pueden recubrir los corales (e.g. *Agaricia* sp., *Acropora millepora*), reducir su asentamiento pero no matarlos (Mejía-Niño y Garzón-Ferreira, 2003; Box y Mumby 2007; Birrell et al., 2008) e incluso en escenarios en que la competencia coral-alga se combina con altas concentraciones de dióxido de carbono en los arrecifes disminuyendo el tejido coralino y haciéndolos susceptibles a la proliferación de algas (Díaz-Pulido et al., 2011).

Las tasas de crecimiento coralino registrada fueron de  $0.0022 \pm 0.0161$  cm<sup>2</sup>/día para la época húmeda y  $0.0029 \pm 0.0243$  cm<sup>2</sup>/día para la época seca. Algunos estudios han demostrado tasas de crecimiento en *S. siderea* parecidas a las encontradas en este trabajo: tasas anuales entre  $0.02 \pm 0.03$  y  $0.03 \pm 0.05$  cm (Glynn, 1976; Weber y White, 1977; Veron, 2000; Elahi y Edmunds, 2007). Estudios han encontrado que el crecimiento y desarrollo de los corales adultos (e.g. *Orbicella annularis*, *Porites* sp.) son poco afectados por las algas (e.g. algas filamentosas de tapete), ya que estas son competitivamente inferiores (en cuanto a tamaño) a estos (Meesters et al., 1994; Meesters et al., 1997; McCook, 2001; Jompa y McCook, 2003; Titlyanov et al., 2007); no obstante, en los juveniles coralinos el desarrollo se ve reducido por algas más dominantes (e.g. *Dictyota* sp., *Lobophora* sp. *Sargassum* sp.) capaces de sobrecrecerlos (Díaz- Pulido & McCook, 2004; Box & Mumby, 2007; Venera-Pontón, 2008) de esta forma se reafirma la teoría que los juveniles coralinos son más vulnerables a las algas en términos de competencia por espacio (McCook et al. 2001; Jompa & McCook, 2003; Box & Mumby 2007; Birrell et al., 2008; Díaz-Pulido et al., 2011).

Los juveniles coralinos estudiados se mantuvieron en buen estado de salud, por lo cual se puede pensar que *S. siderea* es relativamente fuerte en la competencia con los grupos de algas registrados [e.g. *Lobophora variegata* el cual compite directamente con corales a distancias inferiores a 1 cm reduciendo su tasa de crecimiento (McCook, 2001)] en este experimento a corto plazo.

La disminución del crecimiento de los juveniles coralinos como consecuencia del sobrecrecimiento de las algas bentónicas puede tener importantes implicaciones para la recuperación del ecosistema arrecifal en términos de los cambios de fase, ya que reduce la velocidad de crecimiento en ambientes actualmente dominados por algas, y también la capacidad de recuperar la cobertura coralina perdida durante los cambios de fase (Venera-Pontón, 2008; Díaz-Pulido et al., 2009; Florez-Leiva et al., 2009). Sin embargo, el problema es mayor, ya que al reducirse la recuperación coralina, los ensamblajes algales asentados sobre el coral muerto o herido tienden a alcanzar mayor crecimiento y más rápido, incluso llevándolas a ser competitivamente superiores a corales adultos y consecuentemente a los jóvenes los cuales tardan más tiempo en alcanzar tallas en las que sean menos vulnerables ante sus competidores y/o forzantes, y de esta manera se prolonguen los cambios de fase

hasta que llegar a su completa mortalidad (Meesters y Bak, 1993; Diaz-Pulido y McCook 2002; Hunt y Sheibling, 1997; Zilberberg y Edmunds, 2001; Edmunds y Gates 2004; Raymundo y Maypa 2004; Box y Mumby 2007).

De otro lado, el experimento evidenció el efecto de la estacionalidad, ya que los periodos climáticos estudiados tienen una duración entre tres y cuatro meses (diciembre - abril y mayo - noviembre) (Salzwedel y Müller, 1983; Garzón-Ferreira, 1998; Rodríguez-Ramírez y Garzón-Ferreira, 2003); mostrando la influencia de los cambios ambientales y fisicoquímicos (temperatura, salinidad, nutrientes, transparencia) como determinantes en el crecimiento y desarrollo de los juveniles coralinos (Díaz-Pulido et al., 2011; Browne, 2012) y de los ensamblajes algales del arrecife experimental, lo cual coincide con lo encontrado por Mejía-Niño (2001) donde se demostró que la competencia puede estar regida por la estacionalidad o las épocas climáticas (e.g. zonas tropicales) con abundancias *H. opuntia* y el género *Dictyota* en épocas de transición (Mejía-Niño, 2001). Al observar las semejanzas del componente béntico (tratamientos de remoción al inicio y final del experimento), la interacción entre corales y macroalgas en los tratamientos son similares en cuanto a las especies y la frecuencia con que interactúan. Al parecer, las interacciones de *S. siderea* con macroalgas, particularmente con algas filamentosas (e.g. *Cladophora*, *Ceramium*, *Polysiphonia*) las cuales se encontraron en la periferia de las colonias han sido reportado anteriormente (Lirman, 2001; Mejía-Niño, 2001). Los resultados obtenidos en este estudio respecto a las macroalgas que interactúan con *S. siderea* coinciden con los trabajos realizados por Márquez y Díaz (2005) quienes reportaron que las macroalgas de los géneros *Halimeda* y *Dictyota* son las que se encuentran más frecuentemente en contacto con esta especie de coral.

Por su parte, las algas también presentan variaciones y ciclos naturales que dependen completamente de factores propios de cada especie o de las variables ambientales (temperatura, salinidad e intensidad lumínica) propias de cada época climática, las cuales generan periodos favorables o desfavorables para el crecimiento y desarrollo algal, presentándose así diferencias marcadas en diversidad y abundancia (Díaz -Pulido y Garzón-

Ferreira, 1998). Con base en lo anterior, se confirma lo registrado en este trabajo en el cual durante la época seca se encontró mayor abundancia de algas que en la época húmeda. Es así, como en ciertos momentos del año se presentan abundancias de algunas especies de macroalgas como *Dictyota* sp., *Halimeda* sp. o *L. variegata*, sin que estas afecten completamente la salud de las colonias coralinas (Márquez y Díaz, 2005). Aunque no se calcularon los incrementos en la cobertura de las algas pese a las elevadas tasas de crecimiento que tienen (Hay, 1981; McCook, 2001) y que los juveniles coralinos estudiados se mantuvieron en buen estado de salud, se puede pensar que *S. siderea* es relativamente fuerte en la competencia con los grupos de algas registrados en este experimento a corto plazo.

En este estudio, los resultados de la exclusión de peces sugieren que existe un efecto crucial de la herbivoría sobre el crecimiento de *S. siderea* (Fig. 3), ya que en el interior de algunas jaulas crecieron algas filamentosas, especialmente de los géneros *Cladophora*, *Ceramium*, *Polysiphonia*; esto es atribuido a que el crecimiento y la distribución espacial de estos grupos algales dependen en gran parte del pastoreo (Hughes, 1994; Steneck y Testa, 1997; Jackson et al., 2014), el tipo de sustrato (Márquez, 1982), la intensidad de la luz (Markager y Jensen, 1992) entre otras variables ambientales que determinan condiciones favorables o no para su desarrollo. Con base a esto se puede entender porque en este arrecife de la bahía Capurganá, predominan algunos grupos de algas con mayor tolerancia ante efectos tóxicos (e.g. las algas filamentosas de tapete) y por ende que sus interacciones sean más frecuentes, además de como la herbivoría juega un papel crucial en el crecimiento coralino, ya que eventualmente se observó en el interior de las jaulas pequeños peces herbívoros de la familia Pomacentridae (*Stegastes planifrons*) y Acanthuridae (*Acanthurus bahianus*) los cuales ocasionalmente pueden hacer la labor de controlar el crecimiento de las algas filamentosas de tapete.

Por su parte, herbívoros de amplio espectro de forrajeo (*Scarus iseri* y *Scarus taeniopterus*) pueden afectar positivamente a las colonias coralinas por el forrajeo sobre algas que crecen en la periferia de los individuos, aunque sus efectos positivos pueden ser limitados por el consumo accidental de coral (Miller y Hay, 1998; Venera-Ponton et al., 2011; Edwards et al., 2014; Darling et al., 2017). Aunque el censo no mostró diferencias entre las épocas

climáticas en la zona de estudio, es claro que, algunos peces cerca de las cajas no se registraron debido a la pequeña talla de estos lo cual limitó su identificación. Es posible que esta condición, sumada a la intensa actividad humana que existe normalmente, provoque que los peces estén más estresados y que sus actividades territorialistas se vean afectadas.

Cabe mencionar, que el Caribe es muy susceptible a los cambios de fase de un ecosistema dominado por corales al predominio de algas que otras regiones tropicales (Burkepile y Hay, 2010; Roff y Mumby, 2012). También se encuentra entre las regiones del trópico más pobres en especies en términos de riqueza de peces herbívoros (Hughes et al., 2017), lo cual explica la sensibilidad de esta región (zona de estudio) a la pérdida de especies. Ahora bien, nuestra área de estudio (Bahía Capurganá), presenta un alto grado de impacto antropogénico debido a diferentes factores como: el turismo, la descarga continental de ríos y los desagües de aguas residuales sin tratamiento que llegan directamente al mar, hace que sea aparentemente una zona poco apta para el crecimiento corales (Vivas-Aguas et al., 2014) pero si adecuada para el crecimiento de algas. Sin embargo, la presencia de las colonias de *S. siderea* involucradas en este estudio son atribuidas a su adaptación a tolerar condiciones estresantes como la sedimentación y la alta presencia de nutrientes (Rogers, 1990; Sanders y Baron-Szabo, 2005; Horta-Puga y Carriquiry, 2008; Darling et al., 2012; Darling et al., 2013).

Pese a que los arrecifes de la bahía Capurganá han sido nombrados Hope Spot (MissionBlue, 2018), las actividades antrópicas (el turismo, la circulación de embarcaciones, la escorrentía, la presencia de fumigaciones en las bananeras, la pluma de sedimentos del golfo extendida eventualmente hasta la zona por corrientes y la sobrepesca) han causado un mayor crecimiento de algas, una disminución en los peces herbívoros, una acumulación de contaminantes en los sedimentos y especies marinas, reducción de la luz y corales sofocados. Estos cambios en la calidad del agua afectan principalmente la biodiversidad y la resistencia de estos arrecifes, de tal manera que niveles más altos de nutrientes y disminución en la transparencia del agua indican mayor concentración de contaminantes (sedimentos suspendidos, nitrógeno y fósforo) que conducen a más algas y menos diversidad de coral. En estas condiciones, las algas absorben y reducen las posibilidades de que nuevos corales duros

se establezcan y crezcan. Es así como, en ciertos momentos del año, se presentan abundancias de algunas especies de macroalgas [e.g. bloom de cianobacterias registrado en el mes de octubre (año del inicio del muestreo) en la zona de estudio que cubrió gran parte del arrecife] sin que estas generen necesariamente muerte de las colonias coralinas.

Finalmente, se infiere que la reducción de la herbivoría, la presencia y sobrepoblación de macroalgas en el ecosistema coralino no son un indicador absoluto que determine el estado de la salud del arrecife coralino en Capurganá, sino a los diferentes instantes y eventos en el tiempo, independientes al momento en que se desarrolló el muestreo, pero que visto a la luz de los indicadores de salud arrecifal esto puede afectar los resultados de forma positiva o negativa (Rodríguez-Rincón et al. 2014), ya que los corales y las algas presentan variaciones y ciclos naturales que dependen completamente de factores propios de cada especie, de la época climática y por fenómenos de orden regional, global, en el tiempo y antropogénicos.



## 8. CONCLUSIONES

Se acepta la hipótesis planteada, ya que, la abundancia y crecimiento del coral depende de altos niveles de herbivoría que regulan el crecimiento, reproducción y sobrevivencia de las algas, y que éste proceso actualmente está siendo interrumpido como consecuencia de la sobrepesca en los ecosistemas arrecifales, por lo tanto, es importante destacar que la reducción de la herbivoría resultó en un crecimiento más rápido de algas, lo cual demuestra la importancia crítica de la herbivoría para el resultado de la interacción competitiva, de tal forma que se pudo demostrar experimentalmente que los algas filamentosas de tapete reducen la vulnerabilidad de los juveniles coralinos *S. siderea* a ser mordidos por peces, aunque esto no avala que la proliferación de algas sea favorable para la recuperación del ecosistema; es consecuencia de esto que este trabajo se realizó en esta área protegida, dada la importancia ecológica, social, cultural y económica de este ecosistema para la zona, ya que estudios de este tipo ayudan a la recuperación, protección y conservación del arrecife promoviendo la disminución de la pesca de herbívoros.

Dadas las complejas interacciones entre corales, herbívoros y algas en este trabajo es difícil hacer generalizaciones sobre su rol en el ecosistema arrecifal coralino. Sin embargo, este trabajo muestra a nivel experimental la importancia de la presencia de herbívoros y sus potenciales efectos sobre la estructura de las comunidades algales en sistemas arrecifales. Además, evidencia un grado de asociación de algunas especies de algas con los juveniles coralinos. Así pues, la herbivoría se constituye en el factor potencialmente más importantes en mantener la cantidad apropiada de algas en los arrecifes.

La influencia de los peces en la supervivencia de corales dependió en gran medida de las especies de coral, algas y de peces involucrados. De tal manera que, al cuantificar el efecto de la exclusión de herbívoros sobre los juveniles coralinos, se establecieron diferencias en el crecimiento de los juveniles cuando estos se sometieron a los diferentes tratamientos, siendo mayor el crecimiento de estos al estar expuestos al factor herbivoría.

Las respuestas de adaptación de los juveniles coralinos en cada uno de los escenarios y/o tratamientos propuestos dependió de sus propiedades intrínsecas, el tipo y estrategia de crecimiento, la susceptibilidad a los herbívoros y las especies de herbívoros presentes, son algunas de las propiedades que explicaron los patrones observados en este estudio en cuanto al crecimiento y desarrollo de los juveniles evaluados. En consecuencia, podemos decir que los diferentes tratamientos empleados tuvieron algún efecto sobre los individuos seleccionados en el experimento, con fluctuaciones entre uno y otro tratamiento, que responden a la habilidad y capacidad de desarrollarse y sobreponerse ante diferentes factores.

No se encontró una correlación entre los grupos funcionales de algas y su abundancia en los diferentes tratamientos, ya que se evidenció similitud en la presencia y cantidad de algas en contacto directo con los juveniles independientemente del tratamiento, de esta manera las algas que fueron colectadas tanto al inicio como al final del experimento presentaron una composición similar de especies y abundancia en el cual la mayor presencia fue atribuida a los tapetes de algas.

Finalmente, la interacción de cada una de las categorías consideradas dependió de las especies involucradas y de sus propiedades intrínsecas; en el caso de los corales, se trató principalmente de sus mecanismos de competencia y de cómo estos respondieron ante la acción de sus competidores. En cuanto a las algas, el tipo y estrategia de crecimiento, la susceptibilidad a los herbívoros y efectos mecánicos (abrasión, cizalladura), siendo estas algunas de las propiedades que explicarían los resultados de este experimento.

## 9. RECOMENDACIONES

Hacer nuevos estudios sobre la interacción de algas-corales en diferentes profundidades en la zona, incluyendo los organismos presentes de acuerdo a la profundidad estudiada y las cargas de sedimentos de diferente naturaleza y provenientes de diferentes fuentes, con el fin de generar hipótesis sobre si la influencia de los diferentes tipos de sedimentos usados, los herbívoros presentes y la profundidad, tendrán un efecto significativo sobre el crecimiento diferencial de los corales.

Dar a conocer a la comunidad los resultados de los diferentes estudios realizados en la zona, para concientizar a la población acerca de la importancia y beneficios que ofrece el ecosistema arrecifal como hábitat de múltiples especies y el valor que tiene el conservar cada especie dentro del ecosistema.

Investigar más acerca de la estabilidad del ecosistema arrecifal en general, cómo se relaciona esto con la baja-alta presencia de organismos herbívoros y con la presencia de comunidades algales, y que estos datos puedan ser usados como indicadores de los cambios en la salud del arrecife.

Establecer épocas de monitoreos a la comunidad arrecifal en toda la bahía, para determinar sus variaciones y posibles causas a través del tiempo y el espacio, formulando alternativas de conservación, incluyendo los efectos de las corrientes y registro de variables fisicoquímicas.

Establecer una metodología en la cual se creen diferentes ambientes de aislamiento para los diferentes organismos herbívoros, en diferentes escenarios en el arrecife, de tal manera que al final pueda hacerse una comparación en los escenarios presentes en el experimento y poder realizarlo a diferentes profundidades en el arrecife, para así determinar el estado del arrecife.

También, recomendamos investigar los mecanismos mediante los cuales las algas (por grupos morfofuncionales) afectan el crecimiento de juveniles coralinos y su vulnerabilidad a ser consumidos por organismos coralívoros. Y de la misma manera evaluar si el efecto global (positivo o negativo) de los ensamblajes de algas hacia los corales depende de su abundancia, teniendo en cuenta lo sugerido en el presente estudio: algunas algas podrían ser benéficas para los reclutas coralinos sólo cuando su abundancia es lo suficientemente grande para protegerlos de la depredación.

Finalmente, teniendo en cuenta que para las ciencias que involucran manejo y conservación de los ecosistemas, una de las prioridades al momento de realizar investigaciones es encontrar factores determinantes en los cuales su manipulación sea económica, fácil de realizar y de replicar y que favorezca grandemente la preservación de la salud, los bienes y servicios ecosistémicos. En nuestro ambiente de estudio (arrecifes coralinos), se han desarrollado estudios en los cuales se evidencia que la herbivoría es un factor determinante y que debe ser tenido siempre en consideración en los planes de manejo integral y conservación, aprovechando las áreas protegidas donde sea prohibido pescar y los tiempos de vedas.

## 10. AGRADECIMIENTOS

A Dios.

A mis papás.

A Juan Ignacio, el amor de mi vida.

A mis peludos Kara, Luna, Toreto, Cupanás, Appa, Costeau y Bonnie.

A mis hermanos

A mis directores, Lizzie y Lennin.

A mis compañeras de cursos (Valeria, Nelsy y Noris). A mis profesores (Fernando Parra-Velándia, Jorge Velásquez, Jenny Leal, Alex Rúa, Heazel Grajales, Mónica Zambrano). A Eliza. Al Profe Dagoberto Venera-Pontón y al profe Oscar Herrera.

A ustedes equipo de Dive and Green, (Eduardo y Nico) e Ikarian (Ckusy, Ona y Caro).

A todos los que son Océanos, Clima y Ambiente.

A ti mi Alma, mi UdeA.

## BIBLIOGRAFÍA

- Acero, A. y Garzón, J. (1987). Los peces marinos hallados durante la expedición Urabá II al Caribe chocoano (Colombia). *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín*, 17(11), 3-1.
- Acosta-González, G., Rodríguez-Zaragoza, F.A., Hernández-Landa, R.C. y Arias-González, J.E. (2013). Additive diversity partitioning of fish in a Caribbean coral reef undergoing shift transition. *PLoS ONE*, 8(6), e65665.
- Adam, T.C., Burkepile, D.E., Ruttenberg, B.I. y Paddock, M.J. (2015). Herbivory and the resilience of Caribbean coral reefs: knowledge gaps and implications for management. *Marine Ecology Progress Series*, 520, 1-20.
- Aerts, L.A.M (1999) Sponge-coral interactions in a stressed reef-community. *Ph. D. Tesis, University of Amsterdam*. 157p.
- Aerts, L.A.M. (1998). Sponge/coral interactions in Caribbean reefs: analysis of overgrowth patterns in relation to species identity and cover. *Marine Ecology Progress Series*, 175, 241-249.
- AGRRA. (2012). Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment: coral reef monitoring. <http://www.agrra.org>
- Airoidi, L. (1998). Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. *Ecology*, 79(8), 2759-2770.
- Airoidi, L. (2000). Respuestas de algas con diferentes historias de vida a la variabilidad temporal y espacial de la perturbación en los arrecifes submareales. *Marine ecology progress series*, 195, 81-92
- Airoidi, L. (2001). Distribution and morphological variation of low-shore algal turfs. *Marine Biology*, 138(6), 1233-1239.
- Airoidi, L. y Virgilio, M. (1998). Responses of turf-forming algae to spatial variations in the deposition of sediments. *Marine ecology progress series*, 165, 271-282.
- Airoidi, L., Fabiano, M. y Cinelli, F. (1996). Sediment deposition and movement over a turf assemblage in a shallow rocky coastal area of the Ligurian Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 133, 241-251.

- Andrade, C. (1993). Análisis de la velocidad del viento en el mar Caribe. *Boletín Científico CIOH*, 13, 33-44.
- Anthony, K.R., Maynard, J.A., Díaz-Pulido, G., Mumby, P.J., Marshall, P.A., Cao, L. y Hoegh-Guldberg, O.V.E. (2011). Ocean acidification and warming will lower coral reef resilience. *Global Change Biology*, 17(5), 1798-1808.
- Arias-González, J.E., Fung, T., Seymour, R.M., Garza-Pérez, J.R., Acosta-González, G., Bozec, Y.M. y Johnson, C.R. (2017). A coral-algal phase shift in Mesoamerica not driven by changes in herbivorous fish abundance. *PLoS ONE*, 12(4), e0174855.
- Aronson, R y Prechet, W. Herbivory and algal dynamics on the *P. astreoides* reef at Discovery Bay, Jamaica. *Limnol. Oceanogr.* 45 (1): 251-255. 2000.
- Aronson, R., Bruckner, A., Moore, J., Precht, B. y Weil, E. (2008) *Siderastrea siderea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008. [Disponible en: <https://www.bd.com/europe/regulatory/Assets/IFU/HB/CE/PA/ES-PA254432.pdf>]
- Arroyave, L., Bermúdez, Y. y Villada, L. (2014). Impacto de la sedimentación en los corales de las islas del Rosario y San Bernardo, Colombia. *Cuaderno Activa*, 6, pp 133-141.
- Athearn, W.D. y Zeigler, J.M. (1965). The hydrography and sediments of the gulf of Darien. (No. 1676). *Woods Hole Oceanographic Institution Mass.*
- Augustine, D.J. y Frank, D.A. (2001). Effects of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem. *Ecology*, 82(11), 3149-3162.
- Barreno, E. y Pérez-Ortega, S. (2003). *Líquenes de la reserva natural integral de Muniellos, Asturias*. Asturias, España KRK Ediciones. Cuadernos de Medio Ambiente, 555.
- Bellwood, D.R. (2003). Origins and escalation of herbivory in fishes: a functional perspective. *Paleobiology*, 29(1), 71-83.
- Berner, T. (1998). Coral-reef algae. Chapter 9. In: *Ecosystems of the world*. Vol 25. Coral reefs. Z. Dubindhy (Ed). 2da Edición. 550p.
- Birkeland, C. (1997). *Life and Death of Coral Reefs*. Springer Science and Business Media.
- Birrell, C.L., McCook, L.J., Willis, B.L. y Harrington, L. (2008). Chemical effects of macroalgae on larval settlement of the broadcast spawning coral *Acropora millepora*. *Marine Ecology Progress Series*, 362, 129-137.

- Birrell, C.L., McCook, L.J., Willis, B.L. y Diaz-Pulido, G.A. (2008). Effects of benthic algae on the replenishment of corals and the implications for the resilience of coral reefs. *Oceanography and Marine Biology, Vol 46* 31 - 70. CRC Press.
- Borneman, E.H. (2008). Introduction to the husbandry of corals in aquariums: A review. *Public aquarium husbandry series*, 2, 3-14.
- Borneman, E.H. (2001). *Aquarium corals: selection, husbandry and natural history*.
- Box, S.J. y Mumby, P.J. (2007). Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series*, 342, 139-149.
- Bradbury, R.H., Loya, Y., Reichelt, R.E. y Williams, W.T. (1986). Patterns in the structural typology of benthic communities on two coral reefs of the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 4(3), 161-167.
- Browne, N. K. (2012). Spatial and temporal variations in coral growth on an inshore turbid reef subjected to multiple disturbances. *Marine environmental research*, 77, 71-83.
- Bulleri, F., Couraudon-Réale, M., de Loma, T.L., y Claudet, J. (2013). Variability in the effects of macroalgae on the survival and growth of corals: the consumer connection. *PloS ONE*, 8(11), e79712.
- Burke, L.M., Maidens, J., Spalding, M., Kramer, P., y Green, E. (2004). Reefs at Risk in the Caribbean.
- Burkepile, D.E. y Hay, M.E. (2006). Herbivore vs. Nutrient control of marine primary producers: context-dependent effects. *Ecology*, 87(12), 3128-3139.
- Burkepile, D.E. y Hay, M.E. (2008). Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Burkepile, D.E. y Hay, M.E. (2010). Impact of herbivore identity on algal succession and coral growth on a Caribbean reef. *PLoS ONE* 5: e8963.
- Calderón-Aguilera, L.E., Reyes-Bonilla, H. y Carriquiry, J.D. (2007). El papel de los arrecifes coralinos en el flujo de carbono en el océano: estudios en el Pacífico mexicano. *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México. SEMARNAT/INE, CICESE, México*, 215-226.



- Cárdenas, C.A., Davy, S.K. y Bell, J.J. (2016). Influence of canopy-forming algae on temperate sponge assemblages. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(2), 351-362.
- Carpenter, R.C. (1986). Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs* 56(4),345–363.
- Ceccarelli, D.M., Jones, G.P. y McCook, L.J. (2005). Foragers versus farmers: contrasting effects of two behavioural groups of herbivores on coral reefs. *Oecologia*, 145(3), 445-453.
- Ceccarelli, D.M., Jones, G.P. y McCook, L.J. (2011). Interactions between herbivorous fish guilds and their influence on algal succession on a coastal coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 399(1), 60-67.
- Cervigón, F. (1994). Los peces marinos de Venezuela. Vol. III, 295 pp. Caracas: *Fundación Científica Los Roques*, Caracas.
- Cervigón, F. (1996). Los peces marinos de Venezuela. Vol. IV, 254 pp. Caracas: *Fundación Científica Los Roques*, Caracas.
- Cervigón, F. (2005). La ictiofauna marina de Venezuela: una aproximación ecológica. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 44(1), 3-28.
- Cetz-Navarro, N.P., Espinoza-Avalos, J., Senties-Granados, A., y Quan-Young, L.I. (2008). Nuevos registros de macroalgas para el Atlántico mexicano y riqueza florística del Caribe mexicano. *Hidrobiológica*, 18(1), 11-19.
- Cetz-Navarro, N.P., Quan-Young, L.I., y Espinoza-Avalos, J. (2015). Morphological and community changes of turf algae in competition with corals. *Scientific Reports*, 5, 12814.
- Chasqui, V., Polanco, L. A., Acero, F.A., Mejía-Falla, P.A., Navia, A., Zapata, L.A., y Caldas, J.P. (2017). Libro rojo de peces marinos de Colombia. *Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras Invemar, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Serie de Publicaciones Generales de INVEMAR*, 93.
- Cheal, A.J., MacNeil, M.A., Cripps, E., Emslie, M.J., Jonker, M., Schaffelke, B., y Sweatman, H. (2010). Coral–macroalgal phase shifts or reef resilience: links with

- diversity and functional roles of herbivorous fishes on the Great Barrier Reef. *Coral reefs*, 29(4), 1005-1015.
- Chevillot, P., Molina, A., Giraldo, L. y Molina, C. (1993). Estudio geológico e hidrológico del Golfo de Urabá. *Boletín Científico CIOH*, 14(July), 79-89.
- Choat, J.H., y Bellwood, D.R. (1991). Reef fishes: their history and evolution. In *The ecology of fishes on coral reefs* (pp. 39-66). *Academic Press*.
- Contreras, A.C. y Ortegón-Aznar, I. (2012). Cambio de Fase Coral-algas en el Arrecife de Coral de Mahahual, en el Caribe Mexicano. Universidad Autónoma de Yucatán. Proceedings of the 64th Gulf and Caribbean Fisheries Institute October 31 - November 5, 2011 Puerto Morelos, Mexico.
- Corado-Nava, N.A., Rodríguez, D. y Rivas, G. (2014). Efecto de la colonización de los céspedes algales en el crecimiento de *Pocillopora capitata* (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico tropical mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(4), 1086-1092.
- Correa-Rendón, J.D., Quan-Young, L.I., Parra-Velandia, F.J., Chaverra-Castañeda, F.A., Guzmán-Henao, S.E. y Andrade-Gamboa, D.B. (2015). Descripción de un nuevo ecosistema coralino en el Caribe sur: Bajos de la Punta Caribana (Colombia) (p.17). Corporación para el Desarrollo Sostenible de Urabá (CORPOURABA).
- Darling, E.S., McClanahan, T.R., y Côté, I.M. (2013). Life histories predict coral community disassembly under multiple stressors. *Global Change Biology*, 19(6), 1930-1940.
- Darling, E.S., Alvarez-Filip, L., Oliver, T.A., McClanahan, T.R., y Côté, I.M. (2012). Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters*, 15(12), 1378-1386.
- Darling, E.S., Graham, N.A., Januchowski-Hartley, F.A., Nash, K.L., Pratchett, M.S., y Wilson, S.K. (2017). Relationships between structural complexity, coral traits, and reef fish assemblages. *Coral Reefs*, 36(2), 561-575.
- Debelius, H. (1998). Guía de especies del arrecife Mar Rojo. Grupo M y G Difusión.
- Del Monaco, C., Hay, M.E., Gartrell, P., Mumby, P.J. y Diaz-Pulido, G. (2017). Effects of ocean acidification on the potency of macroalgal allelopathy to a common coral. *Scientific reports*, 7, 41053.
- Des Abbayes, H. (1989). Botánica. Vegetales inferiores. Reverté.

- Díaz, J.M., Barrios, L. M., Cendales, M. H., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., Parra-Velandia, F. y Zapata, F. (2000). Áreas coralinas de Colombia. *Edited by JM Díaz, Invemar Serie Publicaciones Especiales*, 5, 176-176.
- Díaz-Pulido, G., y McCook, L.J. (2002). The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 232, 115-128.
- Díaz-Pulido, G. y McCook, L.J. (2003). Relative roles of herbivory and nutrients in the recruitment of coral-reef seaweeds. *Ecology*, 84 (8), 2026-2033.
- Díaz-Pulido, G., Sánchez, J.A., Sven, Z., Díaz, J.M. y Garzón-Ferreira, J. (2004). *Esquemas de distribución espacial en la comunidad bentónica de arrecifes coralinos continentales y oceánicos del Caribe colombiano*.
- Díaz-Pulido, G. y McCook, L.J. (2004). Effects of live coral, epilithic algal communities and substrate type on algal recruitment. *Coral Reefs*, 23 (2), 225-233.
- Díaz-Pulido, G., McCook, L.J., Dove, S., Berkelmans, R., Roff, G., Kline, D.I. y Hoegh-Guldberg, O. (2009). Doom and boom on a resilient reef: climate change, algal overgrowth and coral recovery. *PloS ONE*, 4(4), e5239.
- Díaz-Pulido, G., Harii, S., McCook, L.J., y Hoegh-Guldberg, O. (2010). The impact of benthic algae on the settlement of a reef-building coral. *Coral Reefs*, 29(1), 203-208.
- Díaz-Pulido, G., Gouezo, M., Tilbrook, B., Dove, S., y Anthony, K.R. (2011). High CO<sub>2</sub> enhances the competitive strength of seaweeds over corals. *Ecology Letters*, 14(2), 156-162.
- Done, T.J. (1992). Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia*, 247(1-3), 121-132.
- Doropoulos, C., y Diaz-Pulido, G. (2013). High CO<sub>2</sub> reduces the settlement of a spawning coral on three common species of crustose coralline algae. *Marine Ecology Progress Series*, 475, 93-99.
- Duprey, N.N., Yasuhara, M. y Baker, D.M. (2016). Reefs of tomorrow: eutrophication reduces coral biodiversity in an urbanized seascape. *Global change biology*, 22(11), 3550-3565.

- Durán, A. y Claro, R. (2009). Actividad alimentaria de los peces herbívoros y su impacto en arrecifes con diferente nivel de degradación antrópica. *Revista de Biología Tropical*, 57(3), 687-697.
- Dustan, P. (1999). Coral reefs under stress: sources of mortality in the Florida Keys. *Natural Resources Forum*, 23, 147-15
- Edding, M., Tala, F., y Vásquez, J. (2006). Fotosíntesis, productividad y algas Marinas. Fisiología Vegetal. Ediciones Universidad de La Serena, 1-39.
- Edmunds, P. J., y Gates, R.D. (2004). Size-dependent differences in the photophysiology of the reef coral *Porites astreoides*. *The Biological Bulletin*, 206(2), 61-64.
- Edwards, C.B., Friedlander, A.M., Green, A.G., Hardt, M.J., Sala, E., Sweatman, H.P. y Smith, J.E. (2014). Global assessment of the status of coral reef herbivorous fishes: evidence for fishing effects. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281 (1774), 20131835.
- Elahi, R., y Edmunds, P.J. (2007). Consequences of fission in the coral *Siderastrea siderea*: growth rates of small colonies and clonal input to population structure. *Coral Reefs*, 26(2), 271-276.
- Espinoza-Avalos, J. y Rodríguez-Garza, H. (1986). Variaciones de *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt en la exposición al oleaje. *Inv. Mar. CICIMAR*, 3, 119-126.
- Farji-Brener, A.G. (2003). Uso correcto, parcial e incorrecto de los términos "hipótesis" y "predicciones" en ecología. *Ecología Austral*, 13(2), 223-227.
- Farji-Brener, A.G. (2004). ¿Son hipótesis las hipótesis estadísticas?. *Ecología Austral*, 14(2), 201-203.
- Farji-Brener, A.G. (2007). Una forma alternativa para la enseñanza del método hipotético-deductivo. *Interciencia*, 32(10), 716-720.
- Feitosa, J.L. y Ferreira, B.P. (2015). Distribution and feeding patterns of juvenile parrotfish on algal-dominated coral reefs. *Marine Ecology*, 36(3), 462-474.
- Ferrari, R., Gonzalez-Rivero, M., Ortiz, J.C. y Mumby, P.J. (2012). Interaction of herbivory and seasonality on the dynamics of Caribbean macroalgae. *Coral Reefs*, 31(3), 683-692.

- Flórez-Leiva, L., Rangel-Campo, A., Díaz-Ruíz, M., Venera-Pontón, D. y Díaz-Pulido, G. (2009). Respuesta de las especies macroalgales a las adiciones de varios tipos de sedimentos: un bioensayo en arrecifes del Parque Nacional Natural Tayrona. *Intropica*, 4, 113-119.
- Flórez-Leiva, L., Rangel-Campo, A., Díaz-Ruiz, M., Venera-Pontón, D.E. y Díaz-Pulido, G. (2010). Efecto de la sedimentación en el reclutamiento de las macroalgas *Dictyota* spp. y *Lobophora variegata*: un estudio experimental en el Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 39 (1), 41-56.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L. y Holling, C.S. (2004). Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 557-581
- Fox, R.J. y Bellwood, D.R. (2007). Quantifying herbivory across a coral reef depth gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 339, 49-59.
- Froese, R. (2009). FishBase. world wide web electronic publication: <http://www.fishbase.org>
- Galván, D.E. (2008). Ensamblajes de peces en los arrecifes norpatagónicos: diversidad, abundancia y relaciones tróficas y con el hábitat. *Disertación Doctoral, Universidad Nacional Del Comahue, Bariloche, Argentina*.
- García Hernández, V.C. (2014). Análisis de la biodiversidad en arrecifes rocosos en la zona de transición tropical-subtropical del Pacífico mexicano.
- García-Valencia, C. (2007). Atlas del Golfo de Urabá: una mirada al Caribe de Antioquia y Chocó. Santa Marta, Colombia: *Invemar*
- García-Salgado, M., Camarena, L.T., Gold, B.G., Vasquez, M., Galland, G., Nava, M.G., y Ceja, V. (2006). Línea base del estado del Sistema Arrecifal Mesoamericano. *Documento técnico del SAM*, 18, 1-199.
- Garzón-Ferreira, J. (1998). Bahía de Chengue, Parque Natural Tayrona, Colombia. CARICOMP-Caribbean Coral Reef, seagrass and Mangrove Sites. *Coastal Region and Small Islands Papers*, 3, 115-125.

- Garzón-Ferreira, J. y Díaz, J.M. (2003). The Caribbean coral reefs of Colombia. In *Latin American coral reefs*, (pp. 275-301).
- Ginsburg, R.N. (1994). Proceedings of the colloquium on global aspects of coral reefs. Health, hazards, and history. *Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science*, University of Miami
- Glynn, P.W. (1976). Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecological Monographs*, 46(4), 431-456.
- Gómez-López, D.I., Acosta-Chaparro, A., Gonzalez, J. D., Sanchez, L., Navas-Camacho, R., y Alonso, D. (2018). Reporte del estado de los arrecifes coralinos y pastos marinos en Colombia (2016-2017). Serie de publicaciones Generales del Invemar # 101, Santa Marta. 100 p
- González-Rodríguez, C.T. (2010). *Análisis ecológico de la estructura y la distribución espacial, de las comunidades coralinas de llanura de la ensenada El Aguacate, Golfo de Urabá (Colombia)*. Trabajo de grado, pregrado en ecología. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de estudios ambientales y rurales. Bogotá D.C.
- Grigg, R.W., y Dollar, S.J. (1990). Natural and anthropogenic disturbances on coral reefs. In 'Coral Reefs'. (Ed. Z. Dubinsky.) pp. 439-52.
- Guiry, M.D., y Guiry, G.M. (2019). National University of Ireland. Galway. [(accessed on 20 May 2019)].
- Gurney, G.G., Melbourne-Thomas, J., Geronimo, R.C., Aliño, P.M., y Johnson, C.R. (2013). Modelling coral reef futures to inform management: can reducing local-scale stressors conserve reefs under climate change? *PLoS ONE*, 8(11), e80137.
- Gutiérrez, G. (1998). Estrategias de forrajeo. *Manual de Análisis Experimental del Comportamiento*. Pág, 359-381.
- Gutierrez-Pulido, H., De La Vara Salazar, R., González, P.G., Martínez, C.T. y Pérez, M.D.C. T. (2012). *Análisis y diseño de experimentos*. McGraw-Hill
- Hatcher, B.G. y Larkum, A.W.D. (1983). An experimental analysis of factors controlling the standing crop of the epilithic algal community on a coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 69(1), 61-84.

- Hawkins, J.P., y Roberts, C.M. (2004). Effects of artisanal fishing on Caribbean coral reefs. *Conservation Biology*, 18(1), 215-226.
- Hay, M.E. (1991). Fish-seaweed interactions on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey. *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic Press, San Diego, 96-119.
- Hay, M.E. (1994). Species as 'noise' in community ecology: do seaweeds block our view of the kelp forest? *Trends in ecology y evolution*, 9(11), 414-416.
- Hernández-Delgado, E.A., Shivilani, M., Sabat, A.M., y Bruckner, A.W. (2009). Development of interdisciplinary criteria to identify priority candidate no-take marine protected areas in Puerto Rico Integration of ecosystem-based and community-based models. Silver Spring, Maryland, EE.UU.: Programa de Conservación de Arrecifes de Coral.
- Hoegh-Guldberg, O. (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and freshwater research*, 50(8), 839-866.
- Hoeksema, B. (2015). *Siderastrea*, 1807. In: WoRMS Editorial Board (eds.). World Register of Marine Species. [Consultado el 22 Junio 2019] <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=204291>.
- Hoeksema, B.W. y Cairns, S. (2018). World list of Scleractinia. Accessed through: World Register of Marine Species. Available online: <http://www.marinespecies.org/scleractinia/> [Consultado el 30 de mayo de 2019].
- Hoey, A.S., y Bellwood, D.R. (2011). Suppression of herbivory by macroalgal density: a critical feedback on coral reefs? *Ecology letters*, 14(3), 267-273.
- Horta-Puga, G., y Carriquiry, J.D. (2008). Growth of the hermatypic coral *Montastraea cavernosa* in the Veracruz Reef System. *Ciencias Marinas*, 34(1), 107-112.
- Hughes, T.P. (1989). Community structure and diversity of coral reefs: the role of history. *Ecology*, 70(1), 275-279.
- Hughes, T.P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265(5178), 1547-1551.
- Hughes, T.P. y Tanner, J.E. (2000). Recruitment failure, life histories, and long-term decline of Caribbean corals. *Ecology*, 81(8), 2250-2263.

- Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C. y Lough, J.M. (2003). Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301(5635), 929-933.
- Hughes, T.P., Rodrigues, M.J., Bellwood, D.R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L. y Willis, B. (2007). Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology*, 17(4), 360-365.
- Hughes, T.P., Graham, N.A., Jackson, J.B., Mumby, P.J. y Steneck, R.S. (2010). Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends in Ecology y Evolution*, 25(11), 633-642
- Hughes, T.P., Barnes, M.L., Bellwood, D.R., Cinner, J.E., Cumming, G.S., Jackson, J.B., ... y Palumbi, S. R. (2017). Coral reefs in the Anthropocene. *Nature*, 546(7656), 82.
- Hulme, P.E. (1996). Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology*, 84(4), 609-615.
- Humann, P. (1997). *Reef fish identification*. Jacksonville, Florida: New World Publications.
- Humann, P., y DeLoach, N. (2002). *Reef Fish Identification Guide*. Jacksonville, Florida: New World Publications.
- Hunt, H.L., y Scheibling, R.E. (1997). Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 155, 269-301.
- Humphries, A.T., McClanahan, T.R. y McQuaid, C.D. (2014). Differential impacts of coral reef herbivores on algal succession in Kenya. *Marine Ecology Progress Series*, 504, 119-132.
- IBM Corp. (2017). IBM SPSS Statistics para Windows, Versión 25.0. *Armonk, Nueva York: IBM Corp.*
- INVEMAR, (2016). Informe del estado de los ambientes y recursos marinos y costeros en Colombia. 2015. Serie de Publicaciones Periódicas No. 3. Santa Marta. 186 p.
- INVEMAR, CORPOURABA, GOBERNACIÓN DE ANTIOQUIA, CODECHOCO. (2008). Cartilla lineamientos y estrategias para el manejo integrado de la Unidad Ambiental Costera del Darién (UAC-Darién). Recurso electrónico.



- Jackson, J.B., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., ... y Hughes, T. P. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293(5530), 629-637.
- Jackson, J.B.C., Donovan, M.K., Cramer, K.L. & Lam, V.V. (2014) Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012. Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN, Gland, Switzerland.
- Jompa, J. y McCook, L.J. (2002). Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a brown alga. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 271(1), 25-39.
- Kendrick, G.A. (1991). Recruitment of coralline crusts and filamentous turf algae in the Galapagos archipelago: effect of simulated scour, erosion and accretion. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 147(1), 47-63.
- Kuempel, C.D. y Altieri, A.H. (2017). The emergent role of small-bodied herbivores in pre-empting phase shifts on degraded coral reefs. *Scientific reports*, 7, 39670.
- Lang, J.C. y E.H. Chornesky. (1990). Competition between scleractinian reef corals – a review of mechanisms and effects. *Coral reefs*, p. 209-252.
- Lapointe, B.E. (1997). Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnology and Oceanography*, 42(5part2), 1119-1131.
- Lapointe, B.E., Littler, M.M. y Littler, D.S. (1997). Macroalgal overgrowth of fringing coral reefs at Discovery Bay, Jamaica: bottom-up versus top-down control. *Proc 8<sup>th</sup> Int. Coral Reef Sym*, 1:927-932
- Lapointe, B.E., Barile, P.J., y Matzie, W.R. (2004). Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: discrimination of local versus regional nitrogen sources. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 308(1), 23-58.
- León-Álvarez, D., Silva, C., Federico, C., Hernández Almaraz, P., y León Tejera, H. (2017). Géneros de algas marinas tropicales de México I. Algas Verdes. Ed. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma De México. 173 pp. Ciudad de México, México.

- León-Alvarez, D. y González-González, J. (1993). Algas costrosas del Pacífico tropical. Biodiversidad marina y costera de México, 456-474.
- Lessios, H.A., Robertson, D.R., y Cubit, J.D. (1984). Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*, 226(4672), 335-337.
- Lessios, H.A. (1988). Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: what have we learned? *Annual review of ecology and systematics*, 19(1), 371-393.
- Levinton, J.S. (2009). Marine Biology. 3ra edition. *Oxford University Press*. New York. P 588.
- Lewis, S.M. (1986). The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecological Monographs*, 56(3), 183-200
- Lewis, S.M., y Wainwright, P.C. (1985). Herbivore abundance and grazing intensity on a Caribbean coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 87(3), 215-228.
- Lirman, D. (2001). Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral reefs*, 19(4), 392-399.
- Littler, M.M. (1980). Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: tests of a functional/form hypothesis. *Botanica Marina*, 23(3), 161-166.
- Littler, M.M. y Littler, D.S. (1980). The evolutions of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory test of and functional: forms model. *The American Naturalist*, 116(1): 25-44.
- Littler, M.M. y Arnold, K.E. (1982). Primary productivity of marine macroalgal functional form groups from Southwester North America. *J. Phycol.* 18: 307-311.
- Littler, M.M. y Littler, D.S. (1984). Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 74: 13-34.
- Littler, D.S. y Littler, M.M. (2000). *Caribbean Reef Plants*. Washington, D.C.: *OffShore Graphics, Inc.*, Washington, D. C., 542 pp.

- Lonin, S. A., Vásquez, A., y Guillermo, J. (2005). Hidrodinámica y distribución de coniformes en el Golfo de Urabá. *Boletín científico Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas*, (23), 76-89.
- López-Jiménez, I.T., Quan-Young, L.I. (2016). *Sedimentos de origen terrígeno y macroalgas: papel en un ecosistema de arrecifes coralinos - Bahía Capurganá - Caribe colombiano*. Tesis de pregrado de oceanografía, Universidad de Antioquia. Corporación académica ambiental. Programa de Oceanografía. Turbo, Antioquia, Colombia. P 54.
- Maliao, R.J., Turingan, R G., y Lin, J. (2008). Phase-shift in coral reef communities in the Florida Keys National Marine Sanctuary (FKNMS), USA. *Marine Biology*, 154(5), 841-853.
- Marone, L., y Galetto, L. (2011). El doble papel de las hipótesis en la investigación ecológica y su relación con el método hipotético-deductivo. *Ecología austral*, 21(2), 201-216.
- Markager, S. y Sand-Jensen, K. (1992). Light requirements and depth zonation of marine macroalgae. *Marine Ecology-Progress Series*, 88, 83-83.
- Márquez, G. (1982). Los sistemas ecológicos marinos del sector adyacente a Santa Marta, Caribe colombiano I: Generalidades. *Ecología Tropical*, 2(1), 5-18.
- Márquez, J.C. y Díaz, J.M. (2005). Interacciones entre corales y macroalgas: dependencia de las especies involucradas. *Boletín de Investigaciones Mainas y Costeras - INVEMAR*, 34, 227-242.
- McArdle, B.H. (1996). Levels of evidence in studies of competition, predation, and disease. *New Zealand Journal of Ecology*, 7-15.
- McClanahan, T., Muthiga, N. y Mangi, S. (2001). Coral and algal changes after the 1998 coral bleaching: interaction with reef management and herbivores on Kenyan reefs. *Coral reefs*, 19(4), 380-391.
- McCook, L.J. (1999). Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 18(4), 357-367.
- McCook, L. (2001). Competition between corals and algal turfs along a gradient of terrestrial

- McCook, L., Jompa, J. y Diaz-Pulido, G. (2001). Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 19(4), 400-417.
- Meesters, E.H., y Bak, R.P. (1993). Effects of coral bleaching on tissue regeneration potential and colony survival. *Marine Ecology Progress Series*, 189-198.
- Meesters, E. H., Noordeloos, M., y Bak, R.P. (1994). Damage and regeneration: links to growth in the reef-building coral *Montastrea annularis*. *Marine Ecology Progress Series*, 119-128.
- Meesters, E.H., Pauchli, W., y Bak, R.P. (1997). Predicting regeneration of physical damage on a reef-building coral by regeneration capacity and lesion shape. *Marine Ecology Progress Series*, 146, 91-99.
- Mejía-Niño, N. (2001). *Efecto e incidencia de las interacciones alga-coral en comunidades coralinas de dos bahías de la región de Santa Marta (Caribe colombiano) con distinto grado de influencia antropogénica* Bachelor's thesis, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia.
- Mejía-Niño, N. y Garzón-Ferreira, J. (2003). Dynamics of algae-coral interactions in two bays of the Santa Marta region (Colombian Caribbean) with a different degree of anthropogenic influence. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR*, 32(1), 243-261.
- Milchunas, D.G. y Lauenroth, W.K. (1993). Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological monographs*, 63(4), 327-366.
- Membrillo-Venegas, N. (1999). Descripción de los paisajes arrecifales en la laguna del Arrecife Alacranes, Yucatán, México. Unidad de Recursos del Mar. Mérida, CINVESTAV-IPN.
- Miller, M.W., y Hay, M.E. (1998). Effects of fish predation and seaweed competition on the survival and growth of corals. *Oecologia*, 113(2), 231-238.
- Miyamoto, T., Yamada, K., Ikeda, N., Komori, T. y Higuchi, R. (1994). Bioactive terpenoids from Octocorallia, I. Bioactive diterpenoids: Litophynols A and B from the mucus of the soft coral *Litophyton* sp. *Journal of Natural Products*, 57(9), 1212-1219.

- Molina, A., Molina, C., y Chevillot, P. (1992). La percepción remota aplicada para determinar la circulación de las aguas superficiales del Golfo de Urabá y las variaciones de su línea de costa. *Boletín Científico. CIOH*, 11, 43-58.
- Mumby, P.J. y Steneck, R.S. (2008). Coral reef management and conservation in light of rapidly evolving ecological paradigms. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(10), 555-563.
- Mumby, P.J., Hastings, A. y Edwards, H.J. (2007). Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature*, 450(7166), 98.
- Mumby, P.J., Hedley, J.D., Zychaluk, K., Harborne, A.R. y Blackwell, P.G. (2006). Revisiting the catastrophic die-off of the urchin *Diadema antillarum* on Caribbean coral reefs: fresh insights on resilience from a simulation model. *Ecological Modelling*, 196(1-2), 131-148.
- Mumby, P.J., Dahlgren, C.P., Harborne, A.R., Kappel, C.V., Micheli, F., Brumbaugh, D.R... y Buch, K. (2006). Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science*, 311(5757), 98-101.
- Nemeth, M. y Appeldoorn, R. (2009). The distribution of herbivorous coral reef fishes within fore-reef habitats: the role of depth, light and rugosity. *Caribbean Journal of Science*, 45(2-3), 247-253.
- Nugues, M.M. y Bak, R.P.M. (2008). Long-term dynamics of the brown macroalga *Lobophora variegata* on deep reefs in Curacao. *Coral Reefs*, 27(2), 389-393.
- Odum, H.T. y Odum, E.P. (1955). Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecological Monographs*, 25(3), 291-320.
- Odum, E. P. (1959). Fundamentals of ecology. 17, 546 pp: 2nd ed. Philadelphia, Pennsylvania, EE. UU. WB Saunders Company, (No. 504 ODU).
- Ogden, J. C., y Lobel, P. S. (1978). The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environmental biology of fishes*, 3(1), 49-63.
- Osorio, A. F., Molina, L. G. y Osorio, J. D. (2010). Caracterización hidrodinámica del oleaje local (sea) y de fondo (swell) en el golfo de Urabá. Proyecto Expedición Estuarina, golfo de Urabá, fase 1. Informe final. Julio 2010. Gobernación de Antioquia,

Universidad de Antioquia, Universidad Nacional Sede Medellín. Universidad EAFIT, Medellín, Colombia.

- Parma, A., Pascual, M., y Sar, E. (1987). Clave para el reconocimiento de los géneros de algas macrofitas del intermareal rocoso bonaerense. *Serie técnica y didáctica-Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata (Argentina)*, (15). 29pp.
- Parra-Velandia, F.J., Hernández-Morales, A.F., Borrero-Pérez, G.H., Quiceno-Cuartas, P.A., Castellanos-Romero, C.M., Hinestroza-Mena, K.M. y Andrade-Gamboa, D.B. (2017). Caracterización biológica de Punta Caribana: Hexanauplios, Decápodos, Isópodos, Estomatópodos, Peces, Equinodermos y Moluscos. (p. 33). Corporación para el Desarrollo Sostenible de Urabá (CORPOURABA).
- Paul, V.J. y Puglisi, M.P. (2004). Chemical mediation of interactions among marine organisms. *Natural Product Reports*, 21(1), 189-209.
- Pawlik, J.R. (1993). Marine invertebrate chemical defenses. *Chemical Reviews*, 93(5), 1911-1922.
- Pedroza, Á. (1996). Paisaje y cultura. Pacífico: ¿Desarrollo o diversidad?, 29-40.
- Peláez de la Torre, S. (2010). Comparación temporal de la estructura de dos comunidades ícticas de arrecifes someros en las Bahía de Capurganá y en la Ensenada del Aguacate Caribe-Chocó (Bachelor's thesis, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales).
- Pina-Amargós, F., Jiménez, A., Martín, F., Zayas, A., y Acosta de la Red, W. (2008). Effects of hurricane Dennis on Jardines de la Reina. *Coastal Ecosystems. Coastal Ecosystem: Hazards, Management and Rehabilitation*, 207-214.
- Poveda, G. (2004). La hidroclimatología de Colombia: una síntesis desde la escala inter-decadal hasta la escala diurna. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 28(107), pp. 201-222.
- Prahl, H.V. y H. Erhardt. (1985). *Colombia, Corales y Arrecifes Coralinos*. Fondo FEN Colombia, Bogotá, 295p
- Purcell, S. y Bellwood, D. (2001). Spatial patterns of epilithic algal and detrital resources on a windward coral reef. *Coral Reefs*, 20(2), 117-125.

- Quan-Young, L.I. y Espinoza-Avalos, J. (2006). Reduction of zooxanthellae density, chlorophyll a concentration, and tissue thickness of the coral *Montastraea faveolata* (Scleractinia) when competing with mixed turf algae. *Limnology and Oceanography*, 51(2), 1159-1166.
- R Core Team. (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [<https://www.R-project.org/>]
- Ramírez, C. y Molano, A. (1998). Estructura agraria, conflictos armados, cultivos ilícitos y medio ambiente. *Ambiente para la Paz*, 125-146.
- Ramos-Romero, A. (2019). Interacciones de macroalgas frondosas, coralinas costrosas y reclutas-juveniles de coral en un arrecife al norte de La Habana (Doctoral dissertation, Universidad de la Habana).
- Ramos, C.A.C., de Kikuchi, R.K.P., Amaral, F.D. y Fauth, J.E. (2014). A test of herbivory-mediated coral-algae interaction on a Brazilian reef during a bleaching event. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 456, 1-7.
- Raymundo, L.J., y Maypa, A.P. (2004). Getting bigger faster: mediation of size-specific mortality via fusion in juvenile coral transplants. *Ecological Applications*, 14(1), 281-295.
- Rendis, A.M., Acosta González, G., Hernández-Stefanoni, J.L. y Arias González, J.E. (2015). Quantifying the reefscape transformation of a coastal Caribbean coral reef during a phase shift and the associated coastal landscape change. *Marine Ecology*, 37(3), 697-710
- Reyes, J., y Santodomingo, N. (2002). Manual de identificación CITES de invertebrados marinos de Colombia (No. Doc. 25841) CO-BAC, Bogotá). INVEMAR.
- Ricaurte-Villota, C. y Bastidas-Salamanca, M.L. (2017). Regionalización oceanográfica: una visión dinámica del Caribe. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR*, Santa Marta, Colombia 180 p.
- Rincón Díaz, M.N. (2014). *Relación Espaciotemporal entre Macroalgas y Peces Herbívoros en un Arrecife Insular* (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de Colombia-Sede Caribe).

- River, G.F., y Edmunds, P.J. (2001). Mechanisms of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 261(2), 159-172.
- Robertson, D.R., y Allen, G.R. (2015). Peces costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de información en línea. *Peces: Pacífico Oriental, Una guía para peces costeros del Pacífico Oriental Tropical: Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá. Recuperado de: <http://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/es/pages>.*
- Rocha, L.A., Robertson, D.R., Roman, J. y Bowen, B.W. (2005). Ecological speciation in tropical reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B: biological Science*, 272, 573-579.
- Rodríguez-Ramírez, A. y Garzon-Ferreira, J. (2003). Monitoreo de arrecifes coralinos, pastos marinos y manglares en la Bahía de Chengue (Caribe colombiano): 1993-1999. *Serie de Publicaciones Generales del Invemar, Santa Marta.*
- Rodríguez-Rincón, A.M., Navarrete-Ramírez, S.M., Gómez-López, D.I. y Navas-Camacho, R. (2014). Protocolo Indicador Condición Tendencia Áreas Coralinas (ICTAC). Indicadores de monitoreo biológico del Subsistema de Áreas Marinas Protegidas (SAMP). Invemar, GEF y PNUD. *Serie de Publicaciones Generales del Invemar, Santa Marta.* 66, 52 p.
- Rodríguez, G., Sierra, M.I., Zapata, G., Correa, T. y Pelaez, J. (2010). Geología de las planchas 58 Capurganá, 68 Acandí y 79 bis Cerro Tagarí. *INGEOMINAS. Medellín.*
- Roff, G., y Mumby, P.J. (2012). Global disparity in the resilience of coral reefs. *Trends in Ecology y Evolution*, 27(7), 404-413.
- Rogers, C.S. (1990). Responses of coral reefs and reefs organisms to sedimentation. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 62(1), 185-202
- Rosell, D. y M.J. Uriz. (1992). Do associated zooxanthellae and the nature of the substratum affect survival, attachment and growth of *Cliona viridis* (Porifera: Hadromerida)? An experimental approach. *Marine Biology*, 114(3), 503-507.



- Salzwedel, H., y Müller, K. (1983). A summary of meteorological and hydrological data from the Bay of Santa Marta, Colombian Caribbean. *Instituto de Investigaciones Marinas. Punta de Betín, 13*, 67-83.
- Sanders, D., y Baron-Szabo, R.C. (2005). Scleractinian assemblages under sediment input: their characteristics and relation to the nutrient input concept. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 216(1-2), 139-181.
- Schmitt, R.J., Holbrook, S.J., Davis, S.L., Brooks, A.J., y Adam, T.C. (2019). Experimental support for alternative attractors on coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(10), 4372-4381.
- Schoener, T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, 122(2), 240-285.
- Sears, J.R., y Cooper, R.A. (1978). Descriptive ecology of offshore, deep-water, benthic algae in the temperate western North Atlantic Ocean. *Marine Biology*, 44(4), 309-314.
- Slattery, M., Hamann, M.T. y McClintock, J.B. (1997). Ecological roles for water-borne metabolites from Antarctic soft corals. *Marine Ecology Progress Series*, 161, 133-144.
- Smith, J.E., C.M. Smith, y C.L. Hunter. (2001). An experimental analysis of the effects of herbivory and nutrient enrichment on benthic community dynamics on a Hawaiian reef. *Coral Reefs*, 19(4), 332- 342.
- Smith, J.E., Hunter, C.L y Smith, C.M. (2010). The effects of top–down versus bottom–up control on benthic coral reef community structure. *Oecologia*, 163(2), 497-50.
- Stafford-Smith, M.G. (1992). Mortality of the hard coral *Leptoria phrygia* Under persistent sediment influx. In *Proceedings 7<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium, Guam* (Vol. 1, pp. 289-299).
- Stafford-Smith, M.G. (1993). Sediment-rejection efficiency of 22 species of Australian scleractinian corals. *Marine Biology*, 115(2), 229-243.
- Statgraphics Centurion, X.V.I. (2009). Statpoint technologies. INC. version, 16, 17.
- Steneck, R.S., y Testa, V. (1997). Are calcareous algae important to reefs today or in the past? Symposium summary. *Proc 8<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium*, 1, 685-688.
- Steneck, R.S., y Dethier, M.N. (1994). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69(3), 476-498.

- Steneck, R.S. (1986). The ecology of coralline algal crusts: convergent patterns and adaptative strategies. *Annual review of ecology and systematics*, 17(1), 273-303.
- Szmant, A.M. (2002). Nutrient enrichment on coral reefs: is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries*, 25(4), 743-766.
- Tanner, J.E. (1995). Competition between scleractinian corals and macroalgae: An experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 190(2), 151-168
- Thacker, R.W., Ginsburg, D.W. y Paul, V.J. (2001). Effects of herbivore exclusion and nutrient enrichment on coral reef macroalgae and cyanobacteria. *Coral Reefs*, 19(4), 318-331.
- Thacker, R.W., Becerro, M.A., Lumbang, W.A. y Paul, V.J. (1998). Allelopathic interactions between sponges on a tropical reef. *Ecology*, 79(5), 1740-1750.
- Titlyanov, E.A., Titlyanova, T.V., Yakovleva, I.M., Nakano, Y., y Bhagooli, R. (2005). Regeneration of artificial injuries on scleractinian corals and coral/algal competition for newly formed substrate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 323(1), 27-42.
- Titlyanov, E.A., Yakovleva, I.M., y Titlyanova, T.V. (2007). Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 342(2), 282-291.
- Torres, S.A. (2002). *Influencia de la heterogeneidad espacial y la fluctuación climática en la comunidad de peces del sistema lagunar Río Huach, Sur de Quintana Roo, México*. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, Baja California, México, (No. Q/597 A9).
- Turner, I.M. (1996). Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, 200-209.
- Underwood, T. (1986). analysis of competition by field experiments. *Community ecology: pattern and process*. Melbourne: Blackwell Scientific Publications, 240-268.
- U.S. ENVIRONMENTAL PROTECTION AGENCY. (2012). Quantifying Coral Reef Ecosystem Services. EPA/600/R-11/206. Washington D. C.

- Vadas, R.L., y Steneck, R.S. (1988). Zonation Of Deep Water Benthic Algae In The Gulf Of Maine. *Journal of Phycology*, 24(3), 338-346.
- Valdivia Acosta, A. (2004). Variación espacial y temporal de las asociaciones de algas en zonas del sublitoral norte habanero, Cuba (Master's thesis).
- Vásquez, C.E. (2018). Estructura de la comunidad coralina del arrecife de isla Lobos, Veracruz, México. *Tesis de pregrado, Universidad Autónoma De Baja California Sur, Área De Conocimiento De Ciencias Del Mar, Departamento De Biología Marina*. La Paz, Baja California Sur, México. 90 p.
- Vergés, A., Vanderklift, M.A., Doropoulos, C. y Hyndes, G.A. (2011). Spatial patterns in herbivory on a coral reef are influenced by structural complexity but not by algal traits. *PloS ONE*, 6(2), e17115.
- Venera-Pontón, D.E. (2008). *Interaccion entre algas y reclutas coralinos porites astreoides en un arrecife caribeño afectado por surgencia*. Tesis de pregrado de biología, Universidad del Magdalena. Facultad de Ciencias Básicas. Programa de Biología. Santa Marta, Colombia. p 50.
- Venera-Pontón, D.E., Díaz-Pulido, G., McCook, L.J. y Rangel-Campo, A. (2011). Macroalgae reduce growth of juvenile corals but protect them from parrotfish damage. *Marine Ecology Progress Series*, 421, 109-115.
- Vermeij, M.J., Van Moorselaar, I., Engelhard, S., Hörnlein, C., Vonk, S.M. y Visser, P.M. (2010). The effects of nutrient enrichment and herbivore abundance on the ability of turf algae to overgrow coral in the Caribbean. *PloS ONE*, 5(12), e14312.
- Veron, J.E.N. (2000). *Corals of the World* (No. C/593.6 V4).
- Viesca-Lobatón C. 2003. Cambios temporales en la estructura de la comunidad de peces de arrecifes rocosos en la parte sur-occidental del Golfo de California. *Tesis de pregrado, Universidad Autónoma De Baja California Sur, Área De Conocimiento De Ciencias Del Mar, Departamento De Biología Marina*. La Paz, Baja California Sur, México.
- Vivas Aguas, L. J., Sánchez, J., Cadavid, B., Betancourt, J., Quintero, M., Moreno, Y., ... y Obando, P. (2014). Diagnóstico y Evaluación de la Calidad de las Aguas Marinas y Costeras del Caribe y Pacífico colombianos. *Serie de Publicaciones Periódicas del Invemar*, 4, 324 p.

- Weber, J.N., y White, E.W. (1977). Caribbean Reef Corals *Montastrea annularis* and *Montastrea cavernosa*-Long-Term Growth Data as Determined by Skeletal X-radiography. *Reef Biota*, (4) 171-179.
- Wells, S.M., Sheppard, C. y Jenkins, M.D. (1988). Coral reefs of the world. v. 1: Atlantic and Eastern Pacific.-v. 2: Indian Ocean, Red Sea and Gulf.-v. 3: Central and Western Pacific.
- Werdnig, B. y G. Manjarrés. (1978). Informe sobre las estructuras litorales y la flora y fauna marina en el nor-oeste del Golfo de Urabá. Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betin, INVEMAR, informe inédito, 85p.
- Wilkinson, C. (2004). Status of Coral Reefs of the World: 2004 Summary. *Australian Institute of Marine Science*, Townsville, Australia.
- Williams, S.L., y Carpenter, R.C. (1997). Grazing effects on nitrogen fixation in coral reef algal turfs. *Marine Biology*, 130(2), 223-231.
- Williams, I.D., Polunin, N.V. y Hendrick, V.J. (2001). Limits to grazing by herbivorous fishes and the impact of low coral cover on macroalgal abundance on a coral reef in Belize. *Marine Ecology Progress Series*, 222, 187-196.
- Woodin, S.A., Marinelli, R.L. y Lincoln, D.E. (1993). Allelochemical inhibition of recruitment in a sedimentary assemblage. *Journal of Chemical Ecology*, 19(3), 517-530
- Zea, S. (1994). Patterns of coral and sponge abundance in stressed coral reefs at Santa Marta, Colombian Caribbean. *Sponges in Time and Space. Balkema, Rotterdam*, 257-264.
- Zea, S., Duque, C., Castellanos, L., Chaves-Fonnegra, A., Márquez, J. y Osorno, O. (2007). Impacto de esponjas excavadoras incrustantes en arrecifes del Caribe Colombiano II: mecanismos biológicos y químicos de agresión contra corales arrecifales. *Informe Temático*. 63p.
- Zeigler, J.M. y W.D. Athearn. (1971). The hydrography and sediments of the Gulf of Darien. Mem. 4th Carib. Geol. Conf., Trinidad, 1965: 335-341.
- Zilberberg, C., y Edmunds, P. J. (2001). Competition among small colonies of *Agaricia*: the importance of size asymmetry in determining competitive outcome. *Marine Ecology Progress Series*, 221, 125-133.